ECOLOGIA

OBSERVACIONES SOBRE LA ECOLOGIA DEL PARAMO ANDINO DE MONSERRATE

Por

HELMUT STURM y ALBERTO ABOUCHAAR

Abstract: In a paramo region near Bogota (Colombia), 3.230 m above seal evel investigations were made of clima, soil vegetation and fauna. The mean temperature was 8.4 degrees C and the annual rainfall 1.221.4 mm. Sometimes great variations of relative humidity and of temperature near the soil surface could be registered. The properties of the black coloured paramo soil, wich probably is not a uniform type, are discussed. Its micromorphology and fauna were examined for the first time. The fauna is well developed and takes part intensivily in mixing the mineral and organic components. The soil type is classified as being between those which KUBIENA (1953) called "Pechtorf" and "Moderranker".

The vegetation has been characterized by the estimation of the "Artmächtigkeit" (BRAUN-BLANQUET, 1964) of the single species. The distribution and net production of *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl., the most specific plant species in this paramo is discussed.

The quantitative sampling of the fauna, especially of the arthropod fauna, was carried out by means of a combination of different methods to evaluate the density per litre and the density of activity. The mantle consisting of dead leaves of *E. grandiflora* proved to be a rich and characteristic "biotope".

The facts are discussed partly by comparing them with corresponding facts from a tropical rain forest.

AGRADECIMIENTOS Y NOTICIAS PREVIAS

Mucho agradecemos a los científicos y estudiantes de la Universidad Nacional de Colombia en Bogotá que colaboraron en este proyecto. En espe-

cial a los profesores L. E. MORA, J. M. IDROBO, P. PINTO, R. JARAMILLO, A. FERNÁNDEZ y M. T. MURILLO, del Instituto de Ciencias y del Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias, al profesor J. HERNÁNDEZ, de Inderena, a la doctora E. GEYGER (Göttingen) y al doctor S. SLAGER (Wageningen), que actuaron sobre la micromorfología del suelo, y a los doctores C. GARAVITO y A. OCHOA, del Instituto Geográfico "A. Codazzi", que hicieron posible el establecimiento de la estación meteorológica en el páramo de Monserrate.

La publicación de las "Observaciones sobre la Ecología del Páramo Andino de Monserrate" tiene, por el origen histórico de su desarrollo y elaboración, notas, bibliografía y esquemas comunes con la publicación "Zur Ökologie der andinen Paramoregion" de la Biogeográfica, Vol. XIV (STURM, 1978).

Esta publicación sobre el páramo de Monserrate contiene, además, bibliografía, informaciones y análisis complementarios que aproximan a la caracterización de los páramos colombianos.

1. INTRODUCCION Y NOTICIAS GENERALES

La emergencia de los Andes determinó la formación de provincias biogeográficas de características ecológicas muy propias en la América Tropical, y una de tantas es la paramuna que se extiende desde la República del Ecuador hasta la República de Venezuela y Costa Rica. Hemos escogido para estudio dentro de ese bioma el páramo de Monserrate en las cercanías de Bogotá (Colombia).

Sobre la ecología de la región del páramo andino se conoce muy poco. Existen estudios preliminares de las asociaciones vegetales (CUATRECASAS 1934, VARESCHI 1953, LOZANO C. & SCHNETTER 1976).

1.1 *Objetivos.* Nada conocemos sobre las asociaciones de animales y, en consecuencia, de su importancia dentro de las biocenosis del páramo. Este trabajo se orienta en tal sentido, para lo cual se realizaron visitas regulares con observaciones cuantificables dentro de un área característica de la región paramuna de Monserrate durante un año, evaluando conjuntamente clima, suelo, vegetación y especialmente asociaciones y distribución de animales para obtener una visión general y preliminar de sus problemas ecológicos. Los resultados servirán de base para discusión basada en los datos existentes que podrán ser útiles para investigaciones especiales y comparativas en biocenosis paramunas lejanas de Bogotá.

1.2. *Delimitación biótica.* La región paramuna no está uniformemente delimitada (CUATRECASAS 1934, pág. 126; WEBER 1958; ESPINAL & MONTENEGRO 1963; TROLL 1961), pues tenemos escasos datos de los complejos factores climáticos, edáficos, florísticos y faunísticos, los cuales, en conjunto con nuestro trabajo, aproximan a una mayor caracterización del páramo. Por ello su definición y delimitación tienen carácter solamente preliminar. En parcial conformidad con TROLL (1961), el páramo se enmarca como región alpina (subalpina hasta lo nival) situada entre el límite del bosque superior y el límite de las nieves perpetuas con no menos de 10 (?) meses húmedos dentro del año (LAUER 1952), con clima diurno (diurnal) marcado, vegetación en la que predomina un arreglo de las partes vivas encima del suelo en forma de roseta, penacho o almohadilla.

El clima diurno marcado se puede caracterizar por oscilaciones hasta de 3°C (TROLL 1932) entre las temperaturas medias mensuales. Hacia abajo del páramo termina, en concordancia con esa definición, con una vegetación en la cual más del 50% de la cobertura vegetal consta de árboles y arbustos, siendo el elemento más típico el campo de espeletias (frailejones).

1.3. *Localización.* La biota escogida está situada a una distancia de 3 km rumbo noroeste del pico de Monserrate, conocido monte cercano de Bogotá. El área se visitó durante un año en períodos de 8 a 14 días, aproximadamente. El centro de investigación consistía en un altiplano, pequeño, inclinado de 10° a 15° en dirección sureste, con una altura de 3.230 m.

1.4. *Métodos.* Se utilizaron y combinaron varios sistemas cuantitativos para determinar clima, suelo, vegetación y selección.

1.4.1. *Clima.* Para las observaciones meteorológicas se montó una estación con su cabina de madera, con termógrafo e higrógrafo, pluviómetro y termómetros. Los dos primeros, debido a su desaparición, funcionaron hasta octubre de 1968 y los demás instrumentos hasta abril de 1969.

1.4.2. *Suelos.* Se realizaron varios análisis cuantitativos de algunos iones (P, Ca, NO_3, K, NH_3), su pH. y estudio micromorfológico.

1.4.3. *Vegetación.* Se hacía recolección de flora, su ordenación y secado para su ulterior determinación.

1.4.4. *Fauna.* Para la evaluación de la abundancia se utilizaron: método de BERLESE/TULGREN, de BEARMAN, criba de insectos (de cu-

carrones) según REITTER de ϕ 30 cm, red de golpe de ϕ 75 cm y red de rozar de ϕ 30 cm sobre áreas de 10 x 10 m.

Para la densidad de actividad se utilizaron trampas BARBER (TRETZEL 1955). Son recipientes de vidrio de ϕ interior de 7.9 cm y altura de 9.5 cm, llenándolas hasta 2 cm de formol (4%) con detergente. Se emplearon igualmente trampas de aire.

1.4.5 *Selección.* El material biológico obtenido en las redes se examinaba a simple vista para extraer los ejemplares grandes y luego se sometían al BERLESE/TULGREN. El material de las trampas y los extractos se examinaban, medían y seleccionaban bajo estereoscopio con retículo milimetrado.

De los distintos strata de los suelos se tomaban muestras para el BERLESE/TULGREN y para la impregnación destinada al estudio morfológico.

2. CLIMA

Para allegar mayores informaciones a los escasos datos sobre el clima de la región paramuna (TROLL 1932, 1948, 1959, 1961; SCHMIDT 1952; EIDT 1952, 1968; FLOHN 1955, 1968; PANNIER 1952-a, 1969; WEBER 1958; ARGENNIS N. & ARROYO G. 1968; WALTER & MEDINA 1969; SCHNETTER et al. 1976) se estableció en abril de 1968 a 1969 una estación meteorológica en el centro del área escogida.

2.1 *Precipitación.* En el espacio de tiempo comprendido entre el 4 de abril de 1968 y el 15 de abril de 1969 se obtuvieron 1.248.9 mm de precipitación dentro de la mencionada área. Solamente el mes de marzo de 1969 se consideró árido, según LAUER (1952), con 11.9 mm, sin que constatáramos daños visibles sobre la vegetación, quizás por las posibles provisiones de agua en el suelo. El máximo de precipitación fue en noviembre con 260.8 mm. El número de los días con lluvia fue bastante alto, de 273 el número de veces que llovió fue de 398. De estas veces 226 (56.8%) tuvieron un rendimiento de menos de 1 mm, de 138 lluvias (34.7%) tuvieron rendimiento de 1-10 mm y sólo 34 veces (8.5%) de más de 10 mm. Las lluvias más fuertes hasta con intensidad de 16 mm en una hora, lo cual sobrepasaba la capacidad de retención del agua por parte del suelo, inclusive en superficies poco inclinadas. Así por escorrentía salía gran parte de las aguas por la superficie.

En comparación con los páramos venezolanos la precipitación anual en ellos es mucho menor. Por ejemplo es de 686 mm para Mucuchies

(PANNIER 1942-a, 1969) con tres meses áridos. Entre otros SCHNETTER et al. (1976), anotaron precipitaciones más altas en la parte sur del páramo de Cruz Verde, cercano a Bogotá. La distribución de las precipitaciones sobre un espacio temporal más largo que en las regiones bajas y la gran frecuencia de nieblas podrían ser una característica del clima del páramo. Sin embargo, en el páramo de Monserrate hubo varios días de mucho sol.

2 2. *Humedad relativa.* Mientras la humedad relativa en el área mencionada alcanzaba un promedio de casi 100% durante las noches, durante el día esta humedad descendió fuertemente en muchas ocasiones. De los 183 días que disponemos de datos, la humedad relativa bajó en 123 (= 67%), temporalmente por debajo del 60%. En 53 días (= 29%) a veces por menos del 50%. Estos valores bajos no permanecen constantes para períodos más largos y tampoco son constantes en los días de mucho sol. (La fig. 1 es un sector característico de las graficaciones levantadas en la estación meteorológica referenciada). Son características las oscilaciones que sobrepasan, aparentemente, las de Bogotá, medidas en el mismo período, a pesar del hecho que los valores medios en el páramo son 9% más altos que en Bogotá. Oscilaciones más extremas pueden esperarse para las capas aéreas cercanas a la superficie del suelo. Queda el problema hasta qué grado estas oscilaciones durante las horas diarias se pueden observar en otros páramos más húmedos.

2 3. *Temperatura.* En el área de investigación se midió una temperatura media de 8.4°C. Las oscilaciones entre máxima y mínima fueron de 8.3°C en promedio, menores que las oscilaciones medias en Bogotá para el mismo período (10.8°C). Lo mismo vale para las diferencias entre las máximas y mínimas mensuales absolutas: Páramo = 18.0°C y Bogotá = 21.8°C. Sin embargo, parece muy característico que la diferencia de 5.2°C entre la temperatura media y las máximas medias es muy poco más alta que el valor correspondiente para Bogotá (5.1°C). Más claramente se muestra esta tendencia cuando se compara los máximos absolutos con los promedios de la temperatura: diferencia en el páramo 11.1°C y en Bogotá 9.4°C. Esto significa que en el páramo existen diferencias relativamente altas entre máxima y promedios, frente a bajas diferencias entre promedios y mínima; hecho que se explica probablemente por la emisión de radiación reducida durante la noche y por la emisión bastante fuerte durante el día. Esta relación vale tal vez por la región del páramo en general.

Otras mediciones de la temperatura se realizaron con termómetros de máxima y mínima. Se constató un aumento de las oscilaciones de la temperatura cerca del suelo con temperaturas máximas en la superficie

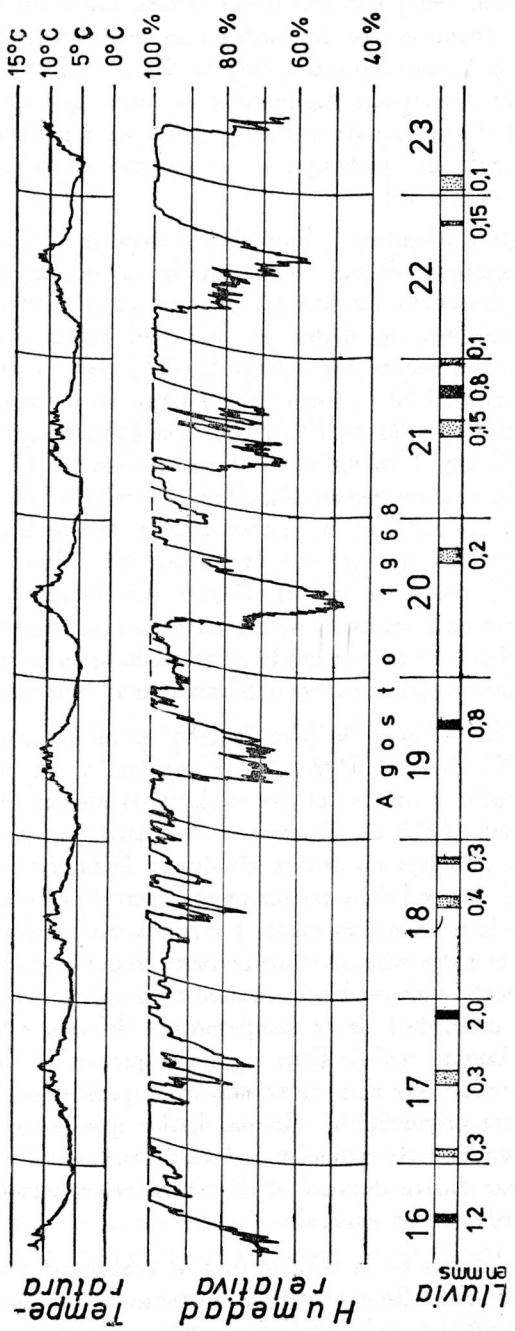


FIGURA 1. Páramo de Monserrate. Curvas de temperatura y humedad relativas, cantidad y duración de las lluvias para la semana de agosto 16 hasta el 23 del mismo mes de 1968. Son llamativas las humedades relativas a veces muy bajas que corresponden a temperaturas altas y son correspondientes a días con mucho sol (agosto 20 + 22).

del suelo sin vegetación hasta 55°C, con raras heladas a ese nivel del suelo (en un penacho de gramíneas se midió una vez la temperatura de 0.5°C bajo cero a pesar de las temperaturas siempre positivas en la cabina meteorológica) y el efecto aislador de la cobertura formada por las hojas muertas de las Espeletias. Un efecto aislador tienen también los penachos de las gramíneas que cubrían casi la mitad de la superficie del suelo. A pesar de las temperaturas temporalmente muy altas en las partes abiertas del suelo, los máximos en los penachos no sobrepasaron —dentro de 11 semanas— el valor de 14.4°C, con un promedio de 12.7°C (diámetro de los penachos 10-15 cm, mediciones de la temperatura en el centro de los penachos a nivel de la superficie del suelo). Probablemente estas diferencias de la temperatura a nivel del suelo en días con mucho sol causan circulaciones de aire que son tal vez un factor importante en el microclima.

2 4 *Otros factores y consideraciones generales.* En relación con vientos, radiación y nubosidad no se pudieron realizar observaciones sistemáticas. Durante los días de excursiones la fuerza del viento no alcanzó valores que pudieran hacer daño en la vegetación. Las horas de calma eólica eran comunes en los días de sol. Por lo general se puede decir que las descripciones usuales que hablan de un páramo húmedo y frío, con vientos y nieblas constantes se han generalizado demasiado. Afirmaciones semejantes se encuentran, entre otras, en los trabajos de GOEGEL (1891) y WEBER (1958). Parece que los extremos de temperatura y humedad relativa causadas por una radiación temporalmente intensa sean las que caracterizan esencialmente el clima del páramo e influyen bastante en la composición de la vegetación y de la fauna. Tal vez actúan también las temperaturas mínimas bastante moderadas como factor positivo en la selección dentro de la biocenosis del páramo.

3. SUELO

El suelo negro y profundo del páramo se ha clasificado hasta el presente de manera muy diferente (DEL LLANO 1954, WEBER 1958, FREI 1964, GUERRERO 1965, BEEK & BRAMAO 1968, PANNIER 1969, CALHOUN et al. 1972, ZOETTL 1970, SCHNETTER et al. 1976). A pesar de este número de trabajos lastimosamente hacen falta descripciones más completas y comparables.

3 1 *Clasificación.* El suelo del área tiene un color uniformemente negro hasta una profundidad de 40 cm. Esta capa está situada sobre un horizonte C formado por piedras de arenas cretáceas. En otros páramos aledaños a Bogotá hay suelos con capa negra de dos metros de espesor, que se convierte a medida que se profundiza en parduzco hasta el pardo

amarillento. El suelo del área tenía buena permeabilidad, las sustancias orgánicas eran finas y uniformemente distribuidas, las sustancias minerales daban textura franco-arenosa, untuosa, no pegante, apenas plástica y fácil de desmenusar con la mano.

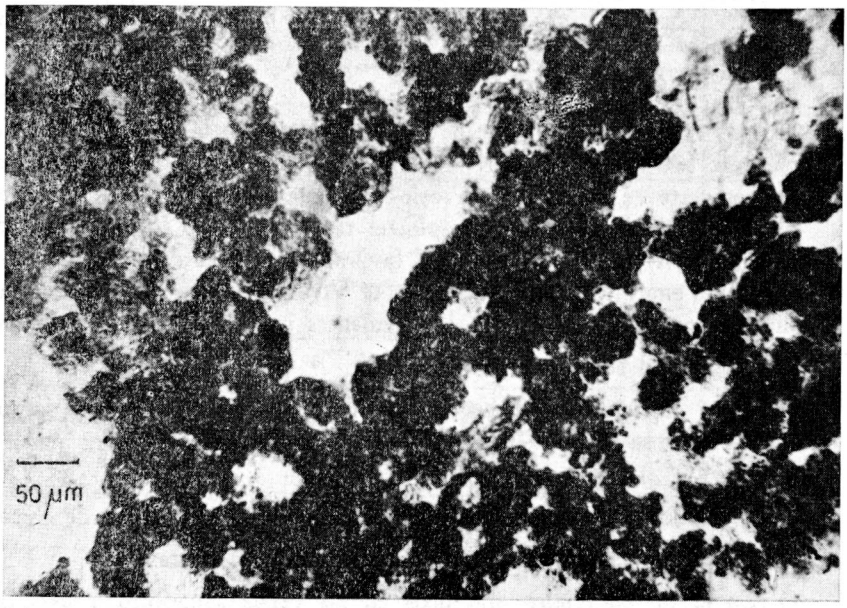
A base de los cortes el tipo de suelo puede colocarse entre "Moderranker" y "Pechtorf", según KUBIENA (1953). Según la clasificación taxonómica los suelos con horizontes ABC serían del subgrupo "Typic humitropept" y AC del subgrupo "Lithic humitropept". Parece que la meso y macrofauna del suelo participan en la mezcla bastante fina con la materia orgánica diferentemente coloreada y también con la mezcla de componentes orgánicos y minerales.

3.2. *Análisis químicos.* De una serie de muestras tomadas hasta profundidades de 40 cm el pH oscilaba entre 3.9 y 4.5.

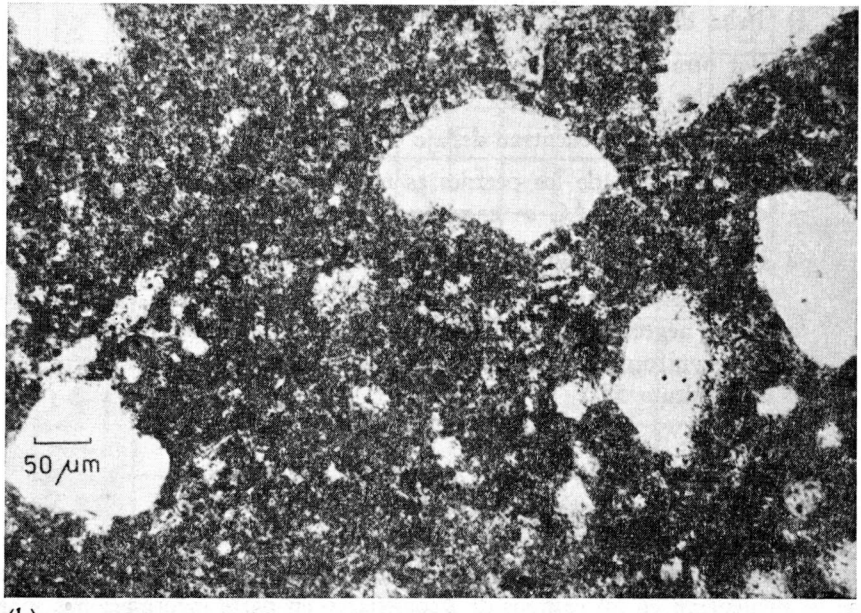
La humedad en porcentaje de la masa seca entre el 54% y 119%. Contrastaba con el contenido bajo de calcio y fósforo (Ca = 200 — 300 Kg/ha, P = 5 — 25 Kg/ha) con un contenido relativamente alto de nitrógeno, especialmente de NH_4, NO_3 y potasio (NO_3 = 15-40 Kg/ha, NH_4 = 30-60 Kg/ha, K = 100-260 Kg/ha).

3.3. *Morfología.* La micromorfología fue estudiada por E. GEIGER y S. SLAGER en base de muestras extraídas del área que luego fueron secadas por técnica especial (MIEDEMA et al. 1974) y cortadas para el examen microscópico. Entre los componentes minerales se encontraron pedacitos de cuarzo de 10-200 μm muy llamativos (fig. 2). El porcentaje de estos granos aumentaba con la profundidad. Formaciones de óxidos de hierro y fenómenos de podsolización no eran visibles. Componentes volcánicos no se pudieron comprobar y los húmicos se concentraban en las capas superiores. El porcentaje de esos componentes en la serie de muestras bajó del 14.4% (0-10 cm) hasta el 5.7% (30-40 cm). Las hifas de hongos fueron frecuentes dentro y fuera de las raíces. La actividad de la fauna estuvo evidenciada por la presencia de muchas partículas fecales que ocuparon en la parte superior hasta la mitad de la sección del corte. La mayor parte de esas partículas tenían una longitud de 40-90 μm, generalmente de contornos bien definidos (fig. 2-a). Posiblemente se trata, en gran parte, de excrementos de Enchytraeidae además de los de Collembola y Acari. Estas partículas causan también, en gran parte, la formación de cavidades pequeñas que aumentan en las capas superiores. En las partes profundas se encuentran áreas bastante apretadas sin vacíos llamativos.

3.4. *Caracterización.* La diversidad de todo sistema comunitario depende de los diversos elementos abióticos y de la proporción en que cada uno



(a)



(b)

FIGURA 2. Partes de cortes delgados del suelo negro del páramo de Monserrate. (a) Capa superior (1-7 cm) debajo de gramíneas con partículas fecales —probablemente *Enchytraeidae*— bien conservadas. (b) Capa de 10 a 20 cm, bastante densa, con partículas de cuarzo (partes claras), materia orgánica bien dispersa y en parte obscura hasta negra (melanosis).

de ellos entra a participar en el conjunto. Así con una mayor información de esas condiciones se podrán dar aproximaciones a la definición del páramo. Los hay con suelos turbosos y con abundante Sphagnum que los convierte en potentes reservorios de aguas, hasta territorios adaptables a la agricultura. Por ejemplo, el rendimiento de suelos negros de páramo, con estados físicos muy favorables, mediante abonos, pueden aumentar enormemente (QUINTERO & VIVES 1962). Coinciden algunos suelos negros paramunos con las siguientes y llamativas características:

a) Acidez del suelo relativamente alta;

b) Gran capacidad de retención y alto contenido de aguas (según SCHNETTER et al. 1976, los contenidos pueden alcanzar cifra mayores del 400%);

c) Contenido bajo de fósforo aprovechable y contenido bajo de calcio;

d) Contenido relativamente alto de nitrógeno y de potasio;

e) Cuota de materiales orgánicos en las capas superiores a más del 10%, y

f) Falta de horizontes aluviales o enriquecidos.

Por otra lado existen diferencias esenciales entre los suelos investigados, tales como:

a) Los suelos se encuentran debajo de asociaciones de plantas diferentes;

b) La estructura de los perfiles es muy variable; por ejemplo, además de los perfiles AC se encuentran perfiles ABC, y

c) Los porcentajes de arenas, limos y arcillas son también variables.

Por estas circunstancias edáficas no se puede deducir, por ahora, si los suelos negros del páramo, hasta al presente descritos, formen un tipo de suelo uniforme. Anotaciones sobre la fauna del suelo se encuentran en el Capítulo 5.

4. VEGETACION

Existe información más o menos detallada sobre las especies de plantas que se encuentran en los campos de Espeletias y en parte informaciones sobre las asociaciones de plantas en dichos campos dadas por GOEBEL (1891), CUATRECASAS (1934, 1968, 1976), ESPINAL & MONTENEGRO (1963), VARESCHI (1963, 1970) y LOZANO G. & SCHNETTER (1976). La flora de los páramos centroamericanos, descrita detalladamente por WEBER (1958), carece de Espeletias, pero sí está estrechamente relacionada con los páramos colombianos.

CUADRADO No.		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	C.
1 Calamagrostis effusa	(H.B.K.) Steud.	2	3	4	4	4	4	4	3	3	4	3	2	2	2	3	2	2	2	3	3	2	2	3	1	1	2	2	3	2	2	30
2 Espeletia grandiflora	H. et B.	2	1	2	+	1	2	1	2	3	1	1	1	1	1	+	1	2	2	2	+	2	r	2	2	+	+	2	2	2	2	30
3 Paepalanthus alpinus	Koern.	2	2	2	2	3	3	2	1	+	1	1	1	1	1	1	2	1	+	1	1	1	+	1	1	2	2	+	2	1	1	30
4 Rhynchospora daweana	B. et K.	2	2	2	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	+	1	1	1	+	1	+	1	+	1	1	1	1	1	1	1	30
5 Puya goudotiana	Mez	1	1	1		r	1	2	1	+	+	r	+			+	2	+	+	+	+		2	+	+	r	3	+	2	2	2	26
6 Gentiana corymbosa	H.B.K.	+			r			r		1	+	+	+	+	+	r	+		+	+	+	r	+	+	r	+	+	+	1	1	+	24
7 Oreobolus obtusangulus	Gaud.	2		1	1	1		+			+	2	+	+	2	1				+	1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	23
8 Festuca dolicophylla	Presl.		1	1		+		+	1				1		1	1	+		r	+		+	1	+			+	+	+	+		18
9 Agrostis tolucensis	H.B.K.		+	+	+	+	+		+	+			+	+	+			+				1	1	+	+		+		+			17
10 Arcytophyllum nitidum	(H.B.K.)Schl.	+	r	r	r		1	r		+		+		r				r		+		+	+	r						r	r	16
11 Senecio vaccinioides	(H.B.K)Sch.Bip.	+		+	+	1	r					r	r	r	r						+	r	r	1						+		14
12 Hypericum struthiolaefolium	Juss (?)	r	r	r					+	r	r	r				r			r	r				r		r				r		13
13 Castratella pilloselloides	(Bonpl.) Naud.				1								r												r	r			r			5
14 Gaultheria hapalotricha	A.C.S.	r						+				+											+								r	5
15 Miconia chionophila	Naud.	+	2				+																			1						4
16 Lycopodium attenuatum	Spring.												r						r												+	3
17 Xyris acutifolia	(Heimerl.)Malme.														r						r					r						3
18 Blechnum loxense	(H.B.K) Hieron.	r	r																													2
19 Senecio abietinus	Willd. et Wedd									r	r																					2
20 Lycopodium contiguum	Kl.		1																													1
21 Danthonia secundiflora	Presl.											+																				1
22 Epidendrum chioneum	Linley	+																														1
23 Hieracium aff. avilae	Zahn																														+	1
24 Pernettya prostrata	Sleumer	+																														1
25 Diplostephium phylicoides	(H.B.K) Wedd.	r																														1
26 Musgos		+		+		+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+			r			+	+	+	+	+	+	+	+		+	
27 Líquenes		+	+	+	+	+	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	1	+	+	+	+	1	+	
Número de especies		16	12	11	10	9	9	10	8	10	9	12	12	9	10	9	7	7	9	10	9	10	12	12	9	11	9	8	10	11	11	

TABLA 1. Grados de cobertura (según BRAUN-BLANQUET 1964) para la vegetación del páramo de gramíneas dentro del área. C = Constancia expresada por el número de cuadrados en los que se encuentra la especie. Significación de las cifras de cobertura, véase LOZANO C. y SCHNETTER (1976, pág. 54). El número de especies para cada cuadrado no incluye musgos ni líquenes y contrasta con el número más alto en el páramo de arbustos.

En el área de estudio y muy cerca de la misma se encontraron un total de 103 especies de cormófitos. Predominaron en relación al número de especies y de ejemplares las Gramíneas, Compositae, Ericaceae y Filicinae. Las partes planas libres de rocas estaban cubiertas de una vegetación típica, relativamente escasa en especies, que se pueden caracterizar como páramo de gramíneas (tabla 1).

En las zonas más pendientes interrumpidas por bloques de rocas o en las partes más abruptas del área, el componente graminoide de la vegetación del páramo, estaba más escasamente salpicado de arbustos enanos. De esta manera se forma una agrupación que se denomina aquí páramo de arbustos (páramo fruticoso), el cual, desde el punto de vista sociológico, representa probablemente una asociación mixta compuesta de especies procedentes del límite del bosque con cinturón de Ericaceas más las especies típicas del páramo de gramíneas. El bosque montano cubría especialmente los alrededores cercanos del área, las pendientes noroeste y subía en algunos lugares por encima del nivel del área. Probablemente la distribución de la vegetación de bosque y de páramo está determinada en primer lugar por el suministro de agua y por las condiciones del suelo. Hasta qué grado la temperatura es un factor importante para la distribución de las biotas a esta altura, tiene que comprobarse (HERMES 1955, TROLL 1969, WALTER & MEDINA 1969, ZOETTL 1970).

La influencia del hombre sobre la vegetación del área, al menos en los últimos años, fue muy pequeña debido a la ubicación bastante lejana de los caminos; región protegida, además, por la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá. La última quema ocurrió hace unos 14 años. El páramo de gramíneas apareció en estado vital y encerraba muchos ejemplares de una nueva generación de Espeletias. Rasgos de una antigua vegetación boscosa no se pudieron comprobar.

Se estableció una periodicidad, no muy marcada, para muchas especies del área. La *Espeletia grandiflora* HUMB. & BONPL. tuvo un período de alta floración de mayo a agosto (1968), con una disminución no muy acentuada en el mes de julio. En los demás meses del año se encontraban unos pocos ejemplares en floración. La *Espeletia corymbosa* HUMB. & BONPL. en la pendiente occidental del páramo de Monserrate floreció desde marzo de 1969. Desde julio hasta septiembre de 1968 se registró también el máximo de floración de muchas especies del páramo de gramíneas como *Calamagrostis effusa* (H.B.K.) STEUD., *Castratella piloselloides* (BONPL.) NAUD., *Hypericum struthiolaefolium* JUSS., *Paepalanthus alpinus* KOERN., *Rhynchospora daweana* B. & K. y *Xyris acutifolia* (HEIMERL.) MALME. Menos acentuada era la periodicidad en *Gentiana corymbosa* FABRIS y *Arcytophyllum nitidum* (H.B.K.) SCHL. En los páramos venezolanos aparentemente la periodicidad de la floración es más acentuada con riqueza de flores más grandes.

El incremento anual de las hojas de *E. grandiflora* se determinó en 4 ejemplares del área durante el período comprendido entre el 22 de febrero de 1968 y el 7 de marzo de 1969. Para esto se marcaron hojas de un primer anillo con un largo de 10 cm por lo menos, con bandas de aluminio, se contó el aumento del número de hojas que sobrepasaron este largo después del período y que se encontraron entre las hojas con bandas y el anillo nuevo de 10 cm. El aumento fue, en las cuatro Espeletias escogidas, de 45/51/51/35 hojas. Contando 180-262 hojas muertas de la parte superior de cada ejemplar y determinada la altura del tronco que correspondió con este número se convirtió el aumento de hojas en aumento del largo del tronco, resultando 3.5/3.9/3.5/3.9 cm como incremento de la altura. En base de estos datos se puede estimar una edad de 30-40 años para los ejemplares más grandes de *E. grandiflora*. Con este incremento anual bien corresponden las observaciones de HEDBERG (1969) para el *Senecio keniodendron* R. E. FRIES & T. C. E. FRIES (1922) en el Monte Kenia (Africa), que da un valor de 2.5 cm (45 cm en 19 años), teniendo en cuenta que estos ejemplares viven a 4.200 m de altura. La producción neta de las cuatro Espeletias antes mencionadas a base del diámetro de la roseta y del peso de las partes nuevas dio el siguiente promedio: 1.500 g/m^2 año (1.187-1.680 g/m^2 a.).

5. FAUNA

Las temperaturas bajas de los páramos permiten un lento depósito de materiales orgánicos que alimentan una microfauna, de cuya abundancia hacemos indagaciones y cuyas especies no han sido totalmente determinadas; especies engastadas en una flora (STURM 1978), que a su vez alimenta un número variable de vertebrados (STURM 1978). Los páramos han sido quemados desde hace mucho tiempo atrás, y posiblemente al continuar esta actividad antropógena derrumbe los pilares en que se mantiene ese equilibrio biótico de perfiles ondulados y de planicies de topografía endorreica, que ofrecen resistencia a una rápida erosión, que se agrava en laderas de gran declive, y más aún si hay sobrecarga agrícola o sobrepastoreo. Hasta la presente son escasas estas dos actividades humanas. En los páramos se inicia la formación de grandes ríos colombianos, por lo cual se requiere el mejor control estatal para su manejo.

5 1 *Objeto y métodos.* El fin de estas investigaciones es dar una visión preliminar y general de la distribución y las particularidades de la meso y macrofauna (BRAUNS 1968). En contraste con otros planteamientos fisiognómicamente orientados (SCHALLER 1961, 1963; VOLZ 1964, REMMERT 1966, BECK 1971), se intentó una combinación armónica de diferentes métodos de recolección, empleándolos en lo posible para los

Figura 3

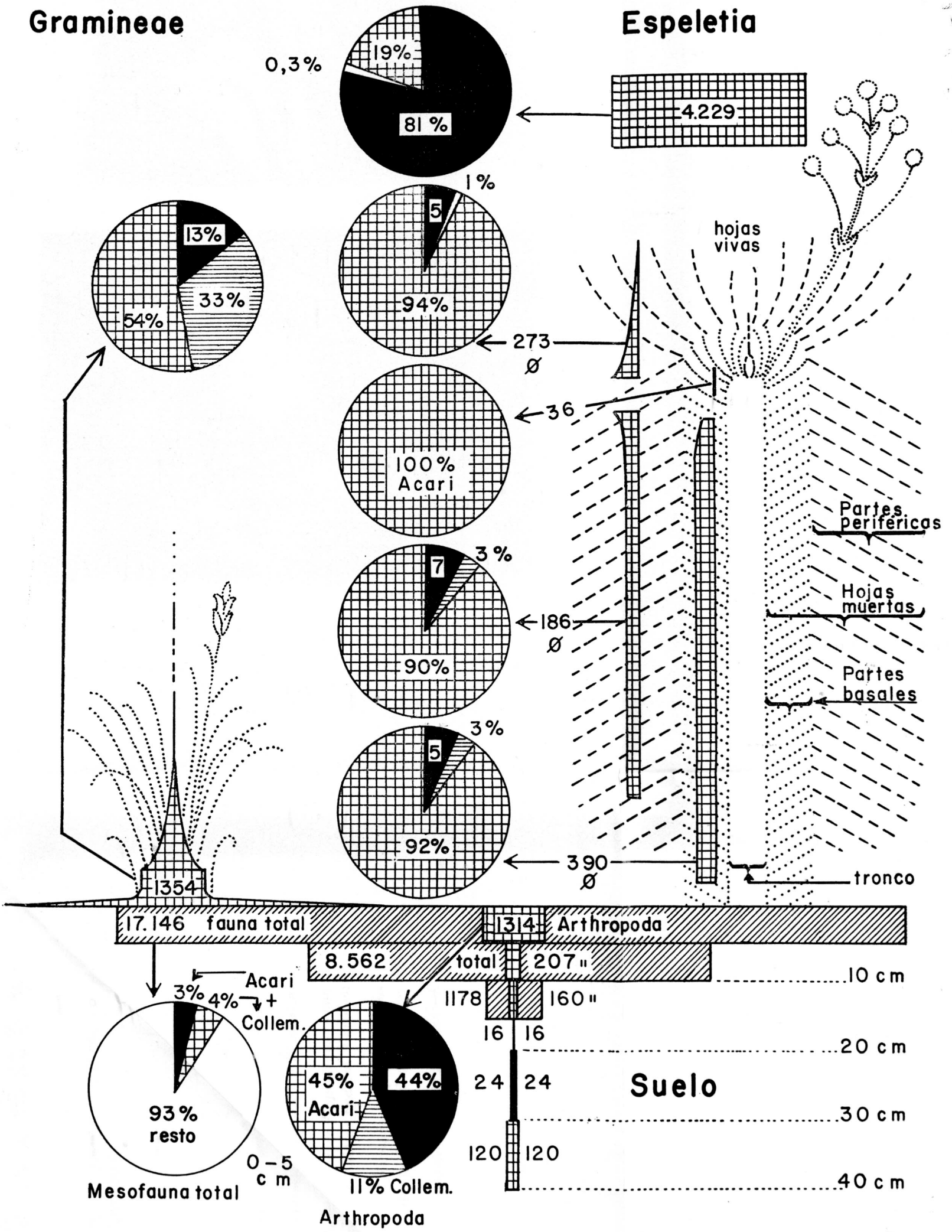
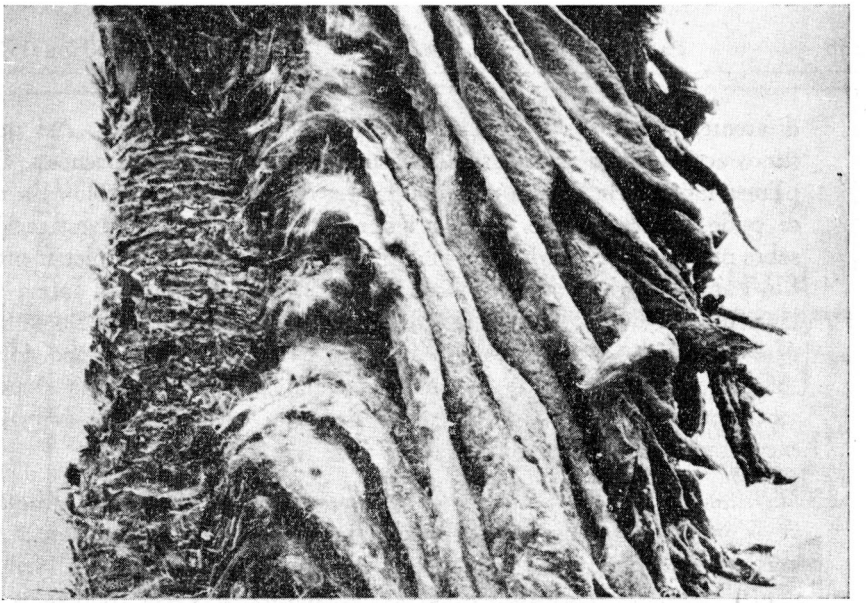
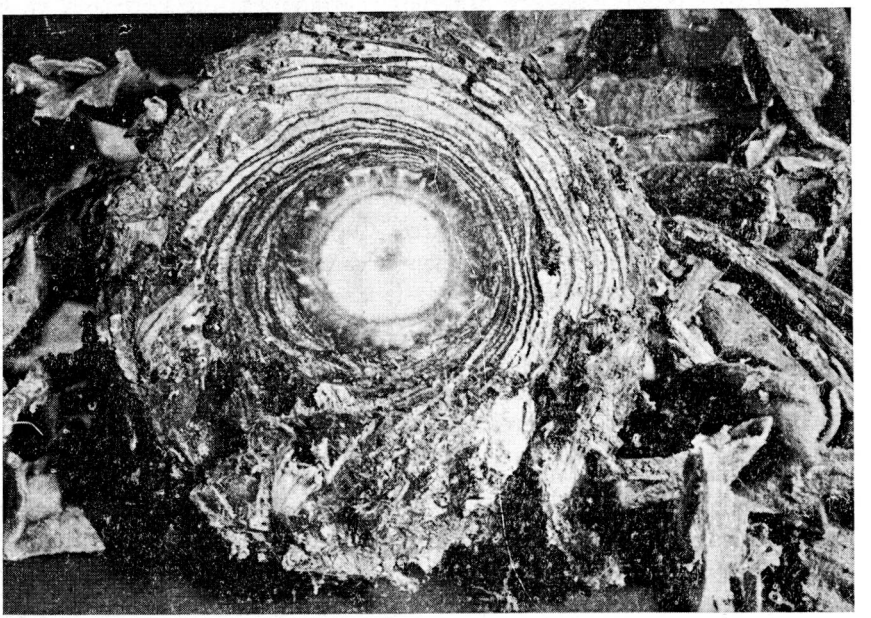


FIGURA 3. Distribución de abundancia de la meso y macrofauna en los merótopos y strata importantes del páramo de gramíneas (Monserrate). Valores relativos presentados dentro de los círculos; otros valores = valores absolutos en ejemplares por litro. Las abundancias en *Espeletia* corresponden a valores obtenidos por el método de BERLESE. La anchura de los espacios rectangulares corresponde a las abundancias, la altura a la extensión vertical. En los círculos los artrópodos sin *Acari* y sin *Collembola* aparecen en forma de sectores negros. Los sectores de los *Acari* y *Collembola* son rayados siempre en la misma manera.



(a)



(b)

FIGURA 4. Envoltura de hojas muertas en una *Espeletia grandiflora*. Diámetro del tronco con las partes basales de las hojas caducas 12 cm. (a) Vista lateral. A la derecha las partes superiores de las hojas muertas, a la izquierda el tronco con las partes basales de las hojas cuyas partes superiores fueron quitadas. (b) Corte transversal del tronco (cerca de 5 cm) con la envoltura de las partes basales de las hojas en vista vertical. Se ve la disposición apretada y envolvente de estas piezas.

diferentes merótopos y diferentes estratos (TISCHLER 1957). Así quisimos acercarnos a un conocimiento más completo de la biocenosis. En primer lugar se indagó la abundancia. La distribución de la biomasa no se pudo establecer sino de una manera aproximada. La investigación sobre problemas de producción biológica fue excluida casi completamente. Un punto de gravedad fue la concentración del trabajo en la fauna de la envoltura de las hojas muertas de las Espeletias y la biología de *Mainertellus bogotensis* (STURM 1974) presente en este merótopo. Han surgido dificultades en la determinación del material que hasta el presente comprende menos de la tercera parte de las especies de animales encontrados en el páramo.

5 2 *Distribución de la abundancia de la meso y macrofauna en el páramo de Monserrate* (figura 3). La abundancia de los animales muestra su máximo en las capas superiores del suelo con alto porcentaje de Nemátodos y *Enchytraeidae (Oligochaeta)*. La densidad de los artrópodos es igualmente alta en estas capas y alcanza valores todavía más altos en las partes inferiores de los penachos de gramíneas y más todavía en las flores de las Espeletias. Hacia las capas inferiores del suelo la abundancia de Nemátodos y *Enchytraeidae* va disminuyendo considerablemente y llega a cero para las capas inferiores en contraste con los artrópodos que se encuentran también en las capas de 15-40 cm en número limitado. Es raro que la abundancia de este último grupo suba un poco en las cercanías del horizonte C (en una profundidad de unos 40 cm). Dado que este último hecho fue comprobado en una sola serie de muestras deberá controlarse con otros ensayos. Por otro lado se pudo comprobar una alza semejante de la abundancia en los límites de dos capas diferentes de suelo en bosque de páramo y en bosque húmedo tropical (STURM, ABOUCHAAR et al. 1970). En las capas aéreas cerca del suelo la abundancia de la meso y macrofauna eran menores que las del suelo superior y bajaron fuertemente con una mayor altura.

Unicamente la fauna de la vegetación de penachos (o achaparrada), especialmente la de *Gramineae* y *Cyperaceae*, se realiza una transición entre las abundancias del suelo y la de las partes aéreas de la vegetación como muestran los valores encontrados en los sitios cubiertos por gramíneas a una altura de 0-5 cm. Lastimosamente esta capa no fue mayormente diferenciada. Probablemente las partes inferiores de esta capa muestran abundancias más altas, especialmente formadas por especies eudáficas con inclusión de Nemátodos y *Enchytraeidae*. La disminución de la abundancia en conjunto con un aumento del tamaño medio de los individuos coleccionados con una misma red de rozar, se pudo comprobar en las partes más altas de las gramíneas.

Tabla
2

ESPELETIA		No. del ejemplar	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10	SUMA	presencia en %	Clases de tamaño A B C D E F G H I J K L M
		altura del tronco en cms.	75	78	70	72	75	73	70	74	68	74			
		Volumen de hojas muertas en litros	38	65	47	52	61	64	32	67	49	79			
INSECTA	Apterygota	Collembola	157	134	96	160	52	86	151	128	71	36	1.071	100	
		Protura													
		Diplura				3					1	2	6	40	
		Thysanura	16	4	14	17	18	6	8	17	8	17	125	100	
	Hemimetabola	Dermaptera													
		Blattodea	2	1		1		1	1	6	2	1	15	80	
		Saltatoria													
		Psocoptera	8	3	3		2	1	2	4	1		24	80	
		Thysanoptera		1				2		4	2		9	60	
	Hemip.	Heteropteroidea	5	2	2	2	2	2	2		1		18	80	
		Auchenorrhyncha													
		Sternorrhyncha	2		4	11	4	69	22	12	6	3	133	90	
	Holometabola	Coleo. Curculionidae	15	9	14	4	15	6	16	19	41	21	160	100	
		Staphylinidae	2				1					1	4	30	
		Coleoptera otros	7	8	3	13	4	1	3	6	13	15	73	100	
		" larvas	7	6	7	12	6	8		8	9	8	71	90	
		Hym. Formicoidea				1			1		1		3	30	
		Hymenoptera otros		1					1			2	4	30	
		Lepidoptera larvas	15	3	4	15		4	1	5	3	6	56	90	
		Lepidoptera imagos	1		1								2	20	
		Diptera larvas			2						1	2	5	30	
		Diptera imagos								1				10	
		Larvas de insecta otras	1	1				1	1	1			5	50	
MYRIAP.		Diplopoda	56	35	18	58	23	26	23	15	43	34	331	100	
		Chilopoda										1	1	10	
		Pauropoda													
		Symphyla													
CRU.		Isopoda	8	3	1	6	3	1	2	1	7	3	35	100	
		Copepoda													
ARACHN.		Pseudoescorpiones	25	8	12	8	8	7	10	8	22	3	111	100	
		Opiliones						1			2		3	20	
		Araneae	12	8	6	22	6	2	11	10	15	12	104	100	
		Acari	341	1.253	637	423	1.370	458	1.069	781	1.081	1.710	9.123	100	
TOTAL		Sin Acari y Collembola	176	93	91	173	92	138	104	117	179	131	1.294		
		Con Acari y Collembola	674	1.480	824	756	1.514	682	1.324	1.026	1331	1.877	11.488		

TABLA 2. Abundancia (= ejemplares por litro) y presencia de diferentes grupos de artrópodos en la envoltura de hojas muertas (partes superiores) de 10 ejemplares de *Espeletia grandiflora*. Altura de los troncos 68-78 cm. Páramo de Monserrate 6-II-1968. Método de extracción: combinación de criba de cucarrones (REITTER) y aparatos de BERLESE. Dentro de las clases de tamaño significan: A = hasta 1 mm, B = 1-2.5 mm, C = 2.5-5 mm, D = 5-7.5 mm, etc. ■ = 1-5 ejemplares, ▮ = más de 5 ejemplares.

Reinan condiciones muy diferentes en las envolturas de hojas muertas de las grandes Espeletias donde dichas hojas no tienen contacto con el suelo. Allí falta una zona de transición, al menos dentro de las partes superiores de las hojas. En la envoltura de las partes superiores la abundancia oscila poco en dependencia de la altura. Se hace evidente la máxima abundancia cerca del límite entre hojas vivas y hojas muertas. En el anillo formado por las partes basales vivas de las hojas disminuye la abundancia de animales. Esto hace probable una zona de transición como aparece parcialmente en la figura 3. Con investigaciones complementarias se comprobó una fauna particular en las hojas vivas y una sucesión de la misma. El cambio corresponde al proceso de envejecimiento de las hojas de modo que con mayor edad la relación *Oribatoidea (Acari)* versus no-*Oribatoidea* aumenta y la abundancia de *Pseudococcidae* disminuye hacia las hojas muertas. Los *Oribatoidea* aparentemente alcanzan abundancias máximas en los primeros anillos de las hojas recientemente muertas (de 30 hojas de esta región que corresponden a un volumen de unos 2 litros se obtuvieron por el método de BERLESE 2.660 ácaros, compárese tabla 2). En las hojas que se encuentran a 5-15 cm debajo de las hojas recientemente muertas, el número comparable baja a 793. Dos especies de animales relativamente raras no se coleccionaron en las muestras de volumen pequeño sino examinando o rozando con una red un número grande de penachos de Espeletias, tales son: *Penichrophorus luteus* (FUNKH) *(Membracidae)* y *Exorides lindigi* (KIRSCH) *(Curculionidae)*.

El número de especies de la fauna en las flores es relativamente bajo en contraste con la gran abundancia de animales artrópodos. De los grupos más típicos más del 90% pertenecen a una sola especie. Dentro de los *Curculionidae* el *Phyllotrox* sp., dentro de los *Staphylinidae* el *Aleocharinae* n.g., n.sp., dentro de los *Bibionidae* el *Dilophus* sp. Probablemente también en los *Thysanoptera* hay un predominio de *Tachythrips* sp. Parece que lo mismo acontece con los *Aphididae*, larvas de *Coleoptera* y gusanos de *Lepidoptera*. El grado de especialización de las diferentes especies en las flores de Espeletias y en flores en general, la periodicidad y la presencia de los animales tendrá que investigarse más insistentemente. Casi todos los animales que viven permanentemente en las flores suelen ser fitófagos. Una excepción son las *Araneae* (la mayor parte son *Thomisidea)* y los *Formicoidea* como el *Camponotus nitens*, especie única de este grupo que se encontró en el área y que pareció concentrarse más en la región de las flores, sea tal vez por conexión con las *Aphididae*. Los grupos típicos de las flores casi no se encuentran en las hojas vivas. Según la figura 3, parece que los *Sternorrhyncha* y los *Acari*

hacen una excepción. Pero en ambos casos son otros subgrupos que representan la mayor parte de los individuos. En los *Sternorrhyncha* de las hojas el 90% son *Pseudococcidae* y en los *Acari* el 90% son *Oribatoidea*. Sólo en las hojas muy jóvenes abundan *Acari* que no son *Oribatoidea*.

La fauna de los vástagos de las inflorescencias contrasta con la fauna de las flores por su mucha menor abundancia. La composición, semejante con respecto a los grupos existentes en ese lugar, podría estar condicionada por la presencia de huéspedes procedentes de partes vecinas y en especial de las flores. Sin embargo, las larvas de cucarrones minadores de los tallos parecen ser elementos típicos de esta región.

La diferenciación de los animales en *Collembola, Acari* y otros artrópodos, puede probar la existencia de varias Estratocenosis y Merocenosis. También en esta observación, poco diferenciada, se pueden mostrar concordancias entre la fauna de artrópodos de las capas superiores del suelo y la de los penachos de gramíneas: los *Acari* entre los que predominan los *Oribatoidea* constituyen la mitad de los individuos, los *Collembola* —la mayor parte *Artropleona*— y los otros artrópodos no están por debajo del 10%. Con estas relaciones contrasta la fauna de las Espeletias que está caracterizada por un porcentaje más alto de *Acari* o, en el caso especial de las flores, por el alto porcentaje de otros artrópodos, sin *Acari* y sin *Collembola*.

Una relación entre la fauna de las bases de las hojas y la fauna de las partes superiores de las mismas no existe, a pesar de la distribución semejante de los segmentos en los círculos correspondientes (figura 3). Esto se puede mostrar por la composición de los *Acari*. Dentro de esas bases existen especies muy pequeñas y faltan casi completamente los *Oribatoidea* dentro de los *Acari*, mientras que los *Oribatoidea* son relativamente abundantes en la Acarofauna de las partes superiores. También en los otros grupos de la fauna en las bases se encuentran formas muy pequeñas o formas cavadoras (larvas de *Curculionidae* con *Ipidae* y de *Cerambycidae*). Las causas para estas claras diferencias son posiblemente los espacios intermedios más grandes, la mayor sequedad y alimentación básica diferente en la capa de las partes superiores. La fauna de las bases vivas se controló con una sola muestra. Por eso la sola existencia de ácaros debería comprobarse con otras muestras. Parece llamativa la abundancia uniforme de la mesofauna en la envoltura de las hojas muertas que casi no depende de la altura sobre el nivel del suelo. Esto contrasta con las relaciones que se encuentran en otra vegetación donde la abundancia baja fuertemente con la altura.

5 3 *La fauna de artrópodos en la envoltura de hojas muertas de las Espeletias.* Esta fauna se investigó más intensamente, pues era relativamente rica y característica. Una parte de tal fauna se pudo coleccionar cuando se quitaron las partes superiores con la mano (figura 3). El volumen de las hojas quitadas de una Espeletia con altura de tronco de 60-100 cm fue tan grande (32-72 litros) que no fue suficiente la capacidad de los 10 aparatos BERLESE que estaban a disposición. Por eso se puso la masa total de las hojas muertas una porción tras otra en criba de cucarrones, según REITTER (diámetro de anchura del ojo de malla de 7 mm), y se puso la masa extractada (máximo de 1.200 ml de una planta) en los aparatos de BERLESE. Comparando los resultados del conjunto de los dos métodos con los resultados obtenidos por el método de BERLESE directamente aplicado, se mostró que la combinación era semejante o igual para la mayor parte de los grupos de artrópodos.

Unicamente para *Acari, Collembola* y algunas especies pequeñas con su envoltura quitinosa delgada, el resultado fue claramente desfavorable. Pero esta desventaja fue compensada por el hecho de que la recolección de los grupos más típicos (entre otros *Thysanura, Blattoidea, Hemiptera, Coleoptera, Myriapoda, Isopoda, Diplopoda)* fue desde eficiente hasta muy buena. De esta manera se pudieron examinar las envolturas completas de 10 plantas a la vez. Era sorprendente la alta constancia de muchos grupos de animales de variadas especies dentro de 10 Espeletias (altura de tronco 68-78 cm), controlada en febrero 6 de 1968 (tabla 2). Nueve (9) de los 32 grupos de animales en total tuvieron una presencia de 100%; dieciséis (16) grupos una presencia de 50% y más. De 26 especies de artrópodos que pudieron identificarse, 15 tuvieron una presencia de 60% y más. La peculiaridad de esta fauna se demuestra con los hechos siguientes: a) Por la presencia de varias especies de larvas muy constantes y en diferentes estadios del desarrollo. Esto hace probable, por lo menos para algunas especies, que pasen gran parte de su desarrollo en este merótopo. Por ejemplo larvas de *Lepidoptera, Coleoptera* (entre éstas las larvas cavadoras de una especie de *Cerambycidae: Leptostylus* sp.), que parecen ser especializadas en Espeletias. Lo mismo vale para larvas de *Curculionidae* o *Ipidae* cavadoras de los vástagos de las flores y para estadios jóvenes de *Heteroptera* de *Meinertellus bogotensis (Archaeognatha)* y de *Araneae;* b) Por el hecho de que la mayor parte de las especies más características no pudieron coleccionarse en otros merótopos o "strata", o bien se coleccionaron con poca abundancia, por ejemplo *Meinertellus bogotensis, Epistrophus* sp., *Ulosomimus* n. sp., *Pseudopentharthrum* n. sp. *(Curculinoidae), Leptostylus* sp. *(Cerambycidae), Colpodes* sp., *Callida* sp. *(Carabidae), Anyphaeni-*

dae g. sp., *Hahniidae* g. sp. *(Araneae), Phalangodinae* g. sp. *(Opiliones), Polyxenidae* g. sp. *(Diplopoda), Lagriidae* g. sp. *(Coleoptera).*

Estas peculiaridades se pueden deducir, en gran parte, de los factores abióticos en el merótopo de las partes superiores de las hojas muertas. Este merótopo está caracterizado por espacios intermedios relativamente grandes, por humedad relativa baja contrastada con la alta humedad del suelo, protección contra las oscilaciones extremas de las radiaciones, de la temperatura y de la humedad relativa, separación del suelo y en muchos casos también de la capa de vegetación baja y condiciones alimenticias especiales. Los fitófagos en sentido amplio pueden aprovechar, aparte de la sustancia muerta de las Espeletias, las hifas de hongos que se encuentran dentro de los tejidos de las hojas y frecuentemente en la capa de pelos de las hojas, las mismas vellosidades de las hojas, las algas y líquenes que crecen superficialmente y posiblemente el polen y polvo captado por las hojas.

Sería interesante hacer investigaciones en relación con la evolución de las diferentes especies. Si la envoltura de las hojas muertas se toma como nicho ecológico es muy probable que ciertas especies evolucionaron hacia tal nicho a lo largo de períodos que corresponden a épocas de la formación y propagación de ciertas especies de Espeletias, o de la subtribu Espeletiinae. Parece que algunas especies fueron capaces de ocupar este nicho a base de preadaptaciones. Este último caso ocurrió, probablemente, con *Meinertellus bogotensis,* que hoy es abundante en las Espeletias, cerca de Bogotá. Una subespecie se encuentra con rareza en las pendientes entre Bogotá y la región paramuna; pendientes más petrosas que las regiones de la Sabana y del páramo facilitaron, posiblemente, la transición hacia la envoltura para esta especie por los factores siguientes: a) Los pulvilli de las patas, cuyas uñas impiden hundirse en el fieltro del pelamen de las hojas, pero que pueden pegarse fácilmente en superficies lisas; b) Por su tipo de alimentación que encierra, como en muchos otros *Machiloidea,* con algas verdes, líquenes y partes muertas de plantas. ¿Hasta qué punto se realizaron también otras posibilidades? Eso se podría aclarar por comparaciones con la fauna de otros páramos.

La constancia de la presencia temporal de artrópodos se controló en 34 Espeletias durante un año. Fue alta para gran parte de los diferentes grupos: 11 grupos de los 32 (compárese tabla 2) tuvieron una presencia de 100%, 22 de más del 50%. La presencia de las especies exactamente identificadas fue semejantemente alta. Diferencias más grandes resultaron comparando la fauna de las Espeletias en diferentes páramos. Parece que estas diferencias fueron causadas, en parte, por las quemas frecuentes que ocasionan, probablemente, el empobrecimiento de la fauna,

también por la humedad más alta en la masa de hojas y por la menor efectividad del método de la criba de cucarrones con hojas húmedas. Llamativa fue la riqueza de la fauna en la envoltura de las hojas muertas de una Espeletia de tamaño pequeño. *E. argentea* HUMB. & BONPL., encontrada en los páramos de Guasca y de Palacio. Sus hojas muertas tenían regularmente zonas largas de contacto con el suelo. Así se formó una zona de humedad bastante alta y de fuerte descomposición dentro de las hojas, a las que entraron muchas especies de animales eudáficas y hemiedáficas.

La biomasa de la fauna presente en el manto foliáceo de las Espeletias pudo estimarse solamente de manera aproximada y alcanzó un promedio de 30 miligramos por litro, es decir, el 1/1.000 de la biomasa presente en el mismo volumen del suelo. Especialmente la aparición esporádica de los Pseudococcidae (Sternorrhyncha), animales relativamente voluminosos que producen oscilaciones fuertes de la biomasa (10-50 mg). Cuando este grupo retrocede asumen su lugar los Coleópteros y después de éstos los Arácnidos, siguiendo en su orden los Diplopoda, Thysanura y Acari.

5.4. *Densidad de actividad.* De las 11 trampas BARBER controladas durante 14 meses, 10 se situaron en el sistema de franjas sin vegetación herbácea alta y la restante en una macolla de gramíneas: *Calamagrostis effusa* (H.B.K.). La densidad de actividad promedio alcanzó en el sistema de franjas, sin vegetación alta, 96 animales por 1.000 cm^2 y por día sin incluir Acari y Collembola (para efecto de comparación de la unidad de medida véase STURM, ABOUCHAAR et al. 1970, pg. 570).

Dentro de los 10 períodos de recolección de dos semanas, no alteradas por accidentes, la densidad de actividad osciló entre 50 y 114 animales. Sólo para el caso de *Leucothyreus* sp. *(Scarabaeidae)* de un cm de largo se pudo comprobar una periodicidad independiente del estado del tiempo y del azar: 72 individuos fueron cogidos del 8 de agosto al 15 de noviembre de 1968, con un máximo de 24 ejemplares en el período comprendido entre el primero y el 15 de octubre del mismo año. Fuera del espacio de tiempo arriba mencionado se cogieron solamente 6 ejemplares. Para la trampa colocada dentro del penacho de gramíneas la densidad de actividad resultó un poco más alta causada por el mayor porcentaje de *Auchenorrhyncha* y *Diptera.* Esta es una indicación de que la zona libre de vegetación cormófita no es tan frecuentada por animales como podría pensarse.

La composición de las colecciones por trampas BARBER muestra, prescindiendo de los *Acari* y *Collembola,* una predominancia de los Homoptera especialmente con los *Auchenorrhyncha.* Los otros *Homop-*

tera (Aphidioidea y *Ortheziidae)* conforman la cuarta parte dentro de este grupo. En segundo lugar están los *Diptera,* que fueron representados sólo por imagos. El porcentaje mucho más alto de este grupo en comparación con los resultados de abundancia y la dominancia de los *Brachycera* (61% de los *Diptera),* resulta probablemente de su alta actividad y de la falta de métodos para coleccionar un porcentaje más correspondiente a la abundancia real. Unicamente en trampas BARBER se cogieron *Phoridae* fisogástricos, pero eran menos del 10% de los *Diptera.*

También fue relativamente alto el porcentaje de los *Araneae* (14%), representados generalmente por especies pequeñas y de Coleoptera (8%). Entre estos últimos predominan los *Carabidae* (29% de los *Coleoptera)* y los *Curculionidae* (21%), que es el grupo más abundante en las envolturas de las hojas de Espeletia. El 17% de los *Coleoptera* son *Leucothyreus* sp. *Scarabaeidae).* Entonces esta especie contiene más individuos que todos los *Staphylinidae* (14%). Otros grupos característicos son los *Hymenoptera* [9% del número total y más de ¼ de esta parte eran individuos de *Camponotus nitens, Saltatoria* (3.3%) y *Diplopoda* (2.5%)]. Los *Enchytraeidae* fueron arrastrados por las aguas, con lo cual pierden su valor para la determinación de la densidad de actividad.

También con respecto a la representación de ciertas especies, se comprobó la particularidad de la fauna de las trampas y el valor complementario de este método. Así las especies que fueron abundantes en las trampas —entre otros *Brachyderinae* g. sp. *(Curculionidae), Tachys* sp. *(Carabidae), Scarabaeidae* g. sp., *Linyphyidae* g. sp.— no se encontraron en las Espeletias, en tanto que las especies comunes en el manto de las hojas de Espeletias, con excepción de *Camponotus nitens,* eran raras en las trampas.

Una comparación entre las colecciones por trampa entre el páramo de bosque (en una misma altura y en una misma área) y el páramo de gramíneas muestra como particularidades más llamativas de la fauna de bosque lo siguiente: mayor riqueza de especies y de individuos, bajo número de especies idénticas (ca. 20%), presencia de *Forficulidae* y *Ripiphoridae,* número menor de *Saltatoria, Diplopoda* y larvas de *Lepidoptera.*

Los resultados de las trampas aéreas con cubetas situadas en alturas de 6, 36 y 66 cm (descripción detallada en STURM, ABOUCHAAR et al. 1970) fueron llamativos por el alto porcentaje de *Diptera,* ya que por otros métodos se recogieron en cantidad mucho menor *(Nematocera:* 540 versus *Brachycera:* 1.815) y por la frecuente presencia de los Ipidae,

grupo que no se pudo coleccionar con otros métodos. En total la densidad de actividad disminuye con la altura, hecho que fue causado, entre otros, por los *Auchenorrhyncha* que entraron por su capacidad de saltar a la cubeta más cercana al suelo, la de 6 cm de alto.

5.5. *Consideraciones finales.* Mientras la vegetación de gramíneas en el área de estudio se diferencia claramente de la vegetación del bosque montano inmediato, esta diferencia no se puede constatar en el mismo grado para la fauna. Entre los vertebrados que viven en el páramo hay muy pocos que se encuentran exclusivamente en esta región. Generalmente prefieren tener el centro de su distribución en regiones más bajas. Lo mismo vale para muchas especies y grupos invertebrados (VANDEL 1972, TUXEN 1976). Probablemente el número de especies y géneros que se encuentran en ambas formaciones va a aumentar cuando se hagan colecciones sistemáticas en la región del bosque montano y esté más adelantada la determinación de las especies de páramo. Resultados más o menos semejantes presenta JAHN (1960) para la fauna por debajo y por encima del límite de bosque en los Alpes del Tirol (Austria).

Cierta concordancia se puede esperar puesto que la región del páramo andino empezó a formarse desde el final del Terciario. Probablemente la penetración de animales a estas nuevas regiones salió en gran parte del reservorio de especies del bosque de páramo y del bosque montano (CHARDON 1951, HAFFER 1970, VUILLEUMIER 1971, VAN DER HAMMEN, WERNER et al. 1973). Por otra parte la estructura y composición de la vegetación del páramo es bastante diferente de la vegetación del bosque. Estas particularidades del eco y microclima hacen igualmente probables diferencias en la fauna. La gran cantidad de nichos ecológicos nuevos y el aislamiento, diferenciado además, por las glaciaciones cuaternarias que iniciaron un proceso intensivo en la formación de subespecies y tal vez de especies entre la rica fauna de artrópodos. Es un proceso que probablemente continúa hoy en día. Estas indicaciones para una evolución y adaptación se pudieron encontrar, por ejemplo, en *Meinertellus bogotensis (Archaeognatha),* en una especie de *Araneae (Anyphaenidae* g. sp.) y en una especie de *Diplopoda* (DOBZHANZKY 1950, FEDOROV 1966). Aquí se presenta, si se incluyen otros páramos, un campo prometedor para investigaciones futuras. Además se tendría que probar si se encuentran entre la fauna del páramo especies que evolucionaron en otras montañas geológicamente más viejas o en otras partes que puedan compararse con respecto a ciertos factores con el páramo. Estas especies ya adaptadas en cierta manera llegaron, tal vez por propagación, a veces paso a paso, al páramo (CHARDON 1951, HAFFER 1970, MÜLLER 1973,

pág. 50). Probablemente cambios del clima pudieron ayudar esta propagación.

Un grupo que tiene más o menos la misma riqueza en especies como en el bosque tropical pero con una abundancia mayor son los *Isopoda* (VANDEL 1972). Parece que tienen el centro de su desarrollo en el bosque montano. Dentro de los *Coleoptera* es llamativo en el páramo el alto porcentaje de *Curculionidae*. La importancia de este grupo es mucho menor en el bosque tropical, en STURM, ABOUCHAAR et al. (1970), los *Curculionidae* están en 4º lugar entre los *Coleoptera*. SCHUBART y BECK (1968) no los mencionan entre los cinco grupos que claramente predominan en el bosque pluvial cerca de Manaos (son los *Staphylinidae, Pselaphidae, Ptiliidae, Carabidae, Scydmaenidae)*.

Con respecto a la densidad de actividad en la superficie del suelo o en la superficie de la hojarasca los resultados para el bosque húmedo del valle del río Magdalena (STURM, ABOUCHAAR et al. 1970) están con 479 animales por día en 1.000 cm^2, muy por encima de los resultados correspondientes del páramo (72 en campo abierto y 96 en gramíneas). Como causas probables para este hecho se pueden mencionar: la mayor temperatura promedia del bosque tropical, la abundancia relativamente alta en la capa continua de hojarasca y la escasez de una vegetación baja que pudiera impedir la locomoción de animales pequeños en la superficie del suelo. A pesar del menor número de grupos y especies, de la menor abundancia y densidad de actividad, la fauna del páramo de Monserrate no puede caracterizarse en ninguna manera como empobrecida o de pocas variedades. Existe una pluralidad de grupos sistemáticos, ecológicos y alimenticios. Para comparaciones más exactas se tendría que incluir la fauna del bosque montano y de las regiones paramunas lejos del límite del bosque.

Una parte de la producción neta de las plantas está aprovechada únicamente en manera incompleta. La mejor prueba para este hecho son las envolturas de las hojas muertas en las Espeletias que pueden conservarse por más de 10 años en algunas especies. Solamente después de la caída de los troncos la destrucción se realiza mucho más rápidamente, lo cual demuestra que la baja humedad de las hojas es factor limitante. De manera diferente se realiza la descomposición de los penachos de las gramíneas. La mayor parte de la producción neta se descompone poco tiempo después de morirse y de manera relativamente continua. Parte de la fauna rica del suelo participa de manera fundamental en este proceso, mezclando la materia orgánica y sus propias deyecciones con el suelo, con lo cual forma aparentemente componentes húmicos bastante estables. Si se tiene en cuenta que la mayor parte de la base alimenticia

es sustancia muerta, la relación entre los grandes grupos alimenticios en la fauna de las hojas de las Espeletias —la parte mejor conocida de la fauna— están en equilibrio dinámico porporcionado como lo demuestra la tabla siguiente. Los datos se refieren a una envoltura con un peso de 2 kg de masa seca, lo que corresponde a una Espeletia de unos 60 a 80 cm de largo de tronco:

	Abundancia		*Biomasa*	
Detritófagos + micrófagos	914	(88%)	420 mgs	(73 %)
Fitófagos	19	(2%)	72 mgs	(12.5%)
Zoófagos	105	(10%)	84 mgs	(14.5%)
Totales	1.038	(100%)	576 mgs	(100 %)

No resultan, pues, indicaciones para una biocenosis extremadamente unilateral como lo describe por ejemplo REMMERT (1966) para la isla de "Spitzbergen".

6. BIBLIOGRAFIA CITADA

ARGENIS N., J. y J. ARROYO G. (1968): Introducción al estudio del clima del páramo en las cuencas altas de Chama, Motatán y Santo Domingo. Trabajo de Grado, Univ. Andes. Fac. Cienc. For., Mérida.

BARBER, H. (1931): Traps for cave-inhabiting insects. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, **46:** 259-266.

BECK, L. (1971): Bodenzoologische Gliederung des amazonischen Regenwaldes. *Amazoniana,* **3** (1): 69-132.

BEEK, K. J. & D. L. BRAMAO (1968): Nature and Geography of South American Soils. In: Biogeography and Ecology in South America Bd., **1:** 82-112. The Hague.

BRAUNS, A. (1968): Praktische Bodenbiologie. Stuttgart.

BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie Grundzüge der Vegetationskunde. S. Aufl. Wien - New York.

CALHOUN, F. G., V. W. CARLISLE & C. LUNA (1972): Properties and Genesis of selected Columbian Andosols. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.,* **36:** 480-485.

CARDOZO G., H. & M. L. SCHNETTER (1976): Estudios ecológicos en el Páramo de Cruz Verde, Colombia, III: La biomasa de tres asociaciones vegetales, etc. *Caldasia,* **11** (54): 69-83, Bogotá.

CHARDON, C. E. (1951): Apuntaciones sobre el origen de la vida de los Andes. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fís. y Nat.*, **8** (30): 185-202, Bogotá.

CUATRECASAS, J. (1934): Observaciones geobotánicas en Colombia. *Trabajos Mus. Nac. Cienc. Nat. Ser. Bot.*, **27:** 1-144, Madrid.

— (1968): Paramo vegetation and its life forms. *Colloqu. Geogr.*, **9:** 163-186, Bonn.

— (1976): A new Subtribe in the Heliantheae (Compositae): Espeletiinae. Phytologica, **35** (1): 43-61. Plainfield, U.S.A.

DOBZHANSKY, TH. (1950): Evolution in the Tropics. *American Scientist*, **38:** 209-221.

EIDT, R. C. (1952): La climatología de Cundinamarca. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fís. y Nat.*, **8** (32): 489-502.

— (1968): The climatology of South America. In: Biogeography and Ecology in South America, Bd., **1:** 54-81, The Hague.

ESPINAL T., L. S. & E. MONTENEGRO M. (1963): Formaciones vegetales de Colombia. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico. Inst. Geogr. A. Codazzi, Bogotá.

FEDOROV, A. A. (1966): The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. *J. Ecol.*, **54** (1): 1-11.

FLOHN, H. (1955): Zur vergleichenden Meteorologie der Hochgebirge. *Arch. Meteor. Geoph. u. Bioklim. Ser. B.*, **6:** 193-206.

— (1968): Ein Klimaprofil durch die Sierra Nevada de Mérida (Venezuela). *Wetter u. Leben*, **20** (9/10): 181-191, Wien.

FREI, E. (1964): Micromorphology of some tropical mountain soils. In: JONGERIUS (Ed.): Soil Micromorphology, 307-311, Amsterdam.

GOEBEL, K. (1891): Die Vegetation der venezolanischen paramos. En: Pflanzenbiologische Schilderungen, **2** (1): 1-50.

HAFFER, J. (1970): Entstehung und Ausbreitung nordandiner Bergvögel. Zool. Jb. Syst., **97:** 301-337.

HEDBERG, O. (1969): Growth Rate of the East African Giant Senecios. Nature, **222:** 163-164, London.

HERMES, K. (1955): Die lage der oberen Waldgrenze in den Gebirgen der Erde und ihr Abstand zur Schneegrenze. Kölner Geogr. Arb. 5, Köln.

JAHN, E. (1960): Ergebnisse von Bodentieruntersuchungen an der Wald und Baumgrenze bei Obergurg. *Cbl. ges. Forstwesen*, 77 (1): 26-51.

KUBIENA, W. L. (1953): Bestimmungsbuch und Systematik der Boden Europas. Stuttgart.

LAUER, W. (1952): Die humiden und ariden Jahreszeiten in Afrika und Südamerika und ihre Beziehungen zu den Vegetationsgürteln. *Bonner Geogr. Abh.*, **9:** 1-98, Bonn.

LOZANO, C., G. & R. SCHNETTER (1976): Estudios Ecológicos en el Páramo de Cruz Verde, Colombia, II: Las comunidades vegetales. *Caldasia*, **11** (54): 53-68, Bogotá.

LLANO, M. DEL (1956): Planeamiento regional de Colombia con fundamento ecológico. *Suelos ecuatoriales,* **1** (1): 39-45, Bogotá.

MIEDEMA, R., TH. PAPE & G. J. VAN DE WAAL (1974): A method to impregnate wet soil samples, producing high-quality thin sections. *Neth. J. Agric. Sci.,* **22:** 37-39.

MÜLLER, P. (1973): The dispersal centres of terrestrial Vertebrates in the Neotropic realm. The Hague.

PANNIER, F. (1952-a): El climatograma: Un aspecto nuevo para el conocimiento del clima y de la distribución de la vegetación en Venezuela. En: GESSNER, F. & V. VARESCHI: Ergebnisse der deutschen limnologischen Venezuela-Expedition. Tomo 1: 57-66, Berlin.

— (1969): Untersuchungen zur Keimung und Kultur von Espeletia, eines endemischen Megaphyten der alpinen Zone ("Páramos") der venezolanisch-kolombianischen Anden. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.,* **82** (9): 559-571.

QUINTERO QU., J. & VIVES A., J. (1962): Aspecto químico y recuperación de la fertilidad de un "suelo de páramo". *Boletín Lab. Químico Nac.,* **5:** 1-49, Bogotá.

REMMERT, H. (1966): Zur Ökologie der küstennahen Tundra Westspitzbergens. Z. Morph. *Ökol. Tiere,* **58:** 162-172.

SCHALLER, F. (1961): Die Tierwelt der tropischen Boden. *Umschau Wiss. Techn.,* **61** (4): 97-100.

— (1963): Bodenzoologische Untersuchungen in Südamerika und Afrika. *Forsch. Fortschr.,* **37** (4): 100-104, (5): 134-137.

SCHMIDT, R. D. (1952): Die Niederschlagsverteilung im andinen Kolombien. *Bonner Geogr. Abh.,* **9:** 99-119, Bonn.

SCHNETTER, R., LOZANO, C., M. L. SCHNETTER & H. CARDOZO G. (1976): Estudios ecológicos en el Páramo de Cruz Verde, Colombia, I: Ubicación geográfica, factores climáticos y edáficos. *Caldasia,* **11** (54): 311-322.

SCHUBART, H. und L. BECK (1968): Zur Coleopterenfauna amazonischer Boden. *Amazoniana,* **1** (4): 311-322.

STURM, H., A. ABOUCHAAR L., R. DE BERNAL & C. DE HOYOS (1970): Distribución de animales en las capas bajas de un bosque húmedo tropical de la región Carare-Opón (Santander, Colombia). *Caldasia,* **10** (50): 529-578, Bogotá.

STURM, H. (1974): Zur Taxonomie der Gattung Meinertellus SILVESTRI (Ins.: Thysanura: Machiloidea). *Abh. Verh. Naturw. Ver. Hamburg* (NF), **17:** 157-220.

— (1978): Zur Ökologie der andinen Paramoregion. *Biogeographica.* Dan Haag, Vol. 14.

TISCHLER, W. (1957): Ökologie der landtiere. In: Handbuch der Biologie, tomo 3: 49-114, Konstanz.

TROLL, C. (1932): Die Landschaftsgürtel der tropischen Anden. Verh. u. wiss. Abh. 24. Dtsch. Geogr. tag Danzig, **1931:** 264-270, Breslau.

— (1948): Der asymmetrische aufbau der Vegetationszonen und Vegetationsstufen auf der Nord. und Südhalbkugel. Ber. Geobot. Forschugsinst. Rübel Zürich, **1947:** 46-83, Zürich.

— (1959): Die tropischen Gebirge. *Bonner Geogr. Abh.*, **25**: 1-93, Bonn.

— (1961): Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht. *Naturwissensch.*, **48** (9) 332-348, Göttingen.

TUXEN, S. L. (1976): Protura of Colombia (Insecta). *Stud. Neotropical Fauna Env.*, **11**: 25-36.

VANDEL, A. (1972): Les Isopodea Terrestres de la Colombie. *Stud. Neotropical Fauna*, **7**: 147-172.

VAN DER HAMMEN, J. H. WERNER & H. VAN DOMMELEN (1973): Palynological record of the Upheavel of the Northern Andes: A study of Pliocene and lower Quaternary of the Colombian Eastern Cordillera and the early evolution of its High-Andean biota. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **16** (½): 1-122, Amsterdam.

VARESCHI, V. (1953): Sobre las superficies de asimilación de asociedades vegetales de cordilleras tropicales y extratropicales. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.*, **14** (79): 121-173, Caracas.

— (1970): Flora de los páramos de Venezuela. Mérida.

VOLZ, P. (1964): Über die soziologische und physiognomische Forschungsrichtung in der Bodenzoologie. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Kiel:* 522-532, Stuttgart.

VUILLEUMIER, B. S. (1971): Pleistocene Changes in the Fauna and Flora of South America. *Science*, **173** (3999): 771-780.

WALTER, H. & E. MEDINA (1969): Die Bodentemperatur als ausschlaggebender Faktor für die Gliederung der subalpinen und alpinen Stufe in den Anden Venezuelas. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, **82** (¾): 275-281, Stuttgart.

WEBER, H. (1958): Die Paramos von Costa Rica und ihre pflanzenegographische Verkettung mit den Hochanden Südamerikas. Abh. Akad. Wiss. u. Lit. Mainz, math.-naturw. Klasse, **3**: 117-194, Wiesbaden.

ZOETTL, H. W. (1970): Die Eisendynamik in den Boden der Paramo-Stufe der Anden Venezuelas. *Z. Pflanzenern. Bodenk*, **127** (1): 10-18, Weinheim/Bergstr.

7. BIBLIOGRAFIA CONSULTADA

ANDERSON, J. E. & MAC NAUGHTON (1973): Effects of low soil temperature on transpiration, photosynthesis, leaf relative water content and growth among elevationally diverse plant populations. *Ecology*, **54** (6): 1220-1233, Durham N. C.

ALVAREZ LL., J. (1939): La radiación solar en la Sabana de Bogotá. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fís. y Nat.*, **3** (9/10): 112-155, Bogotá.

ARISTEGUIETA, L. & M. RAMIA (1953): Vegetación del Pico de Naiguatá. *Bol. Soc. Venezol. Cienc. Nat.*, **15** (79): 31-53, Caracas.

ATLAS DE COLOMBIA (1969) 2. Inst. Geogr. A. Codazzi, Bogotá.

BABEL, U. (1965): Die Ansprache von Pflanzenresten im mikroskopischen Präparat von Humusbildungen. *Z. Pflanzenern. Düngung Boden.*, **109** (1): 17-26, Weinheim/Bergstr.

— (1968/1969): Enchytraeen - Losungsgefüge in Löb. *Geoderma*, **2**: 57-63, Amsterdam.

BADEN, W., H. KUNTZE et al. (1969): Bodenkunde. Stuttgart.

BAL, L. (1973): Micromorphological Analysis of Soils. Lower Levels in the organization of organic soil materials. *Soil Survey Papers*, **6**: 1-174, Wageningen.

BALOGH, J. (1958): Lebensgemeinschaften der Landtiere. Berlin.

BARCLAY, H. G. (1963): Human ecology of the paramos and the punas of the High Andes. *Proc. Oklahoma Acad. Sci.*, **43**: 13-34.

BARRIGA V., A. M. (1956): Las heladas en la Sabana de Bogotá. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fís. y Nat.*, **9** (36/37): 274-279, Bogotá.

BECK, L. (1964): Tropische Bodenfauna im Wechsel von Regen-und Trockenzeit. *Natur u. Mus.*, **94** (2): 63-71.

BERENYI, D. (1967): Mikroklimatologie. Stuttgart.

BILLINGS, W. D. (1973): Arctic and alpine vegetations: similarities, differences, and susceptibility to disturbance. *Bioscience*, **23** (12): 679-704.

BILLINGS, W. D. & H. A. MOONEY (1968): The ecology of artic and alpine plants. *Biol. Rev.*, **43**: 481-529.

Biogeography and Ecology in South America. Hrsg. E. J. FITTKAU, J. ILLIES et al. Bd. I 1968, Bd. II 1969, The Hague.

BLUETHGEN, J. (1966): Allgemeine Klimageographie. Berlin.

Boletín Informativo (1963), Empresa de Acueducto y Alcantarillado. Bogotá.

Boletín Meteorológico Mensual (1968 + 1969), Servicio Colombiano de Meteorología e Hidrología Nr. 1-24, Bogotá.

BOMBOSCH, S. (1962): Untersuchungen über die Auswertbarkeit von Fallenfägen. Z. Angew. Zool., **49**: 149-160.

BREURE, A. S. H. (1979): Systematics, Phylogeny and Zoogeography of Bulimulinae (Mollusca). Zoolog. Verhandel. Rijksmus. Nturl. Hist. Leiden, No. 168, 1-215.

CABRERA, A. L. y WILLINK, A. (1973): Biogeografía de América Latina, Tucumán.

COE, M. J. (1967): The ecology of the alpine zone of Mount Kenya. The Hague.

COLEMAN, A. P. (1935): Pleistocene glaciations in the Andes of Colombia. *Geogr. J.*, **86** (4): 330-334, London.

COTTON, A. D. (1943): The megaphytic habit in tree Senecios and other genera. *Proc. Linn. Soc. London*, **156**, Sess.: 158-168, London.

CUATRECASAS, J. (1949): Rosette Trees, a tropical growth form. *Bull. Chicago Nat. Hist. Mus.*, **20** (10): 6-7.

— (1950): Frailejonal, típico cuadro de la vida vegetal en los páramos andinos. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fís. y Nat.*, **7**: 457-461, Bogotá.

— (1954): Distribution of the genus Espeletia. VIII-e. Congrès Intern. Bot. Rap. et Commun, Sect. IV: 131, Paris.

CHAPMAN, F. M. (1917): Distribution of Bird-Life in Colombia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., (36): 1-729.

DIELS, L. (1934): Die Paramos der aequatorialen Hoch-Anden. *Sitzungsber. Preus. Akad. Wiss. Phys. Math Kl.*, **1934**: 57-68.

— (1937): Beiträge zur Kenntnis der Vegetation und Flora von Ecuador. *Bibliotheca Botanica*, **29** (116): 1-190.

DOCTERS VAN LEEUWEN, W. M. (1933): Biology of plants and animals occuring in the higher parts of Mount Pangrango-Gedeh in West-Java. *Verh. Koninkl. Akad. Wet. Amst. Natuurk. Sect.*, **2**, **31**: 1-270, Amsterdam.

DOLLFUS, O. (1973): La Cordillère des Andes, présentation des problèmes geomorphologiques. *Rev. Géol. Dynam.* **15** (½): 157-176, Paris.

DORST, J. (1958): Wald oder Steppe? Die natürliche Pflanzendecke der Anden Perus. Umschau Wiss. u. Techn. Heft, **21/22**: 645-648, 679-681, Frankfurt/M.

— (1967): Considérations zoogéographiques et écologiques sur Oiseaux des hautes Andes. *Biol. Amer. Austr.*, (3): 471-504.

— (1966): Leben und Kampf an den Baumgrenzen der Erde. *Naturw. Rundsch.*, **19**: 133-139, Stuttgart.

— (1975): Vegetationsstufen in perhumiden und perariden Bereichen der tropischen Anden. *Phytocoenologia*, **2** (¾): 368-387, Stuttgart-Lehre.

— & D. MÜELLER-DOMBOIS (1967): A key to Raunkiaer plant life forms with revied subdivisions. *Ber. Geobot. Forschinst. Rübel Zürich*, **37**: 56-73, Zürich.

DUNN, E. R. (1944): The lizard genus *Phenacosaurus*. *Caldasia*, **11**: 57-62, Bogotá.

ELLENBERG, H. (1956): Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. In: WALTER, H.: Einführung in die Phytologie Bad. IV/1, Stuttgart.

ESPINOSA, R. (1932): Ökologische Studien über Kordillerenpflanzen. *Bot. Jb.*, **65**: 120-211, Stuttgart.

FASSL, A. H. (1914): Tropische Reisen VI. Die Hochkordillere von Bogota. *Entom. Rdsch.*, **31**: 97-100, 104-105.

FOSBERG, F. R. (1944): El Páramo de Sumapaz, Colombia. *J. New York, Bot. Garden*, **45**: 226-234.

FRANZ, H. (1962): Habitat characteristics with particular reference to the soil. In: MURPHY, P. W. Progress in Soil Zoology, 311-318.

— (1975): Die Bodenfauna der Erde in biozönotischer Batrachtung. 2 Bd. Wiesbaden.

GARAVITO, A. (1940): El clima de Bogotá. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fís. y Nat.*, **3** (12): 361-372, Bogotá.

GEYGER, E. & W. BECKMANN (1967): Untersuchungen zur Struktur eines Braunlehms unter montanem immergrünem Regenwald in Peru. *Zeiss Mitt.*, **4** (5): 185-207, Oberkochen/Württbg.

GONZÁLEZ, E., T. VAN DER HAMMEN & R. F. FLINT (1965): Late Quaternary glacial and vegetational sequence in Valle de Lagunillas, Sierra Nevada del Cocuy, Colombia. *Leidse Geol. Meded.*, **32**: 157-182.

GREENSLADE, P. J. M. & P.: Soil and litter Fauna Densities in the Solomon Islands. *Pedobiologica*, **7**: 362-370.

GUHL, E. (1950): La Sierra Nevada de Santa Marta. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fís. y Nat.*, **8**: 111-119, Bogotá.

— (1968): Los páramos circundantes de la Sabana de Bogotá, su ecología y su importancia para el régimen hidrológico de la misma. *Colloqu. Geogr.*, **9**: 195-212, Bonn.

— (1974): Las lluvias en el clima de los Andes Ecuatoriales húmedos de Colombia. *Cuadernos Geográficos* No. 1. Bogotá.

— (1975): Colombia: Bosquejo de su geografía tropical. Instituto Colombiano de Cultura, Bogotá.

HALL, J. B. (1973): Vegetational zones on the southern slopes of Mt. Cameroon. *Vegetation*, **27** (1-3): 49-69.

HEDBERG, O. (1951): Vegetation belts of the East African Mountains. *Svensk. Bot. Tidskr.*, **45** (1): 140-202.

— (1964): Features of Afroalpine plant Ecology. *Acta Phytogeogr. Suec.*, **49**: 1-139, Uppsala.

HEILBORN, O. (1925): Contributions to the ecology of the Ecuatorian paramos with special reference to cushionsplants and osmotic pressure. *Svensk Bot. Tidskr.*, **19**: 153-170.

HELLMICH, W. (1949): Auf der Jagd nach der Paramo-Echse. *Dt. Aquar. Terrar. Z.*, **2** (5/6): 89, 90, 105, 106.

HERMANN, R. (1971): Die zeitliche Änderung der Wasserbindung im Boden unter verschiedenen Vegetationsformen der Höhenstufen eines tropischen Hochgebirges (Sierra Nevada de Santa Marta, Kolombien). *Erdkunde*, **25**: 91-102, Bonn.

HETTNER, A. (1892): Die Kordillere von Bogota, Peterm. Geogr. Mitt. Suppl. 104, Gotha. In Ubers. durch E. GUHL: La Cordillera de Bogotá. Bogotá, 1966.

HOLDRIDGE, L. R. (1947): Determinations of World Plant Formation from Simple Climatic Data. *Science*, **105**: 367-368.

HUBACH, E. (1957): Estratigrafía de la Sabana de Bogotá y alrededores. *Bol. Geológico*, **5** (2): 93-112, Bogotá.

HUGUET DEL VILLAR, E. (1929): Geobotánica. Barcelona.

V. HUMBOLDT, A. (1807): Ideen zu einer Geographie der Pflanzen nebst einem Naturgemälde der Tropenländer. In: A. v. HUMBOLDT & A. BONPLAND, Reise 1, Abt. Gd. 1, Tübingen.

— (1817): De Distributions Geographica Plantarum secundum Coeli Temperiem et Altitudinem Montium. Prolegomena, Paris.

HUMMELINCK, P. W. (1931): Los páramos venezolanos. *Bol. Soc. Venezol. Cienc. Nat.*, (3): 93, Caracas.

HÜTHER, W. (1966): Besiedlungsdichte und Verteilung der Bodenfauna in Abhängigkeit von Regen-und Trockenzeit in El Salvador. *Entom. Z.*, **76** (16): 17.

Instituto Geográfico "Agustín Codazzi" (1965): Suelos de Ubaté - Chiquinquirá. *Departamento de Agrología*, **1** (1), Bogotá.

JENNY, H. (1948): Great soil groups in the ecuatorial regions of Colombia, S. A. *Soil Sci.*, **66:** 5-28, Baltimore, M. D.

JULIVERT, M. (1973): Les traits structureaux et l'évolution des Andes Colombiannes. *Rev. Géogr. Phys. Géol. Dynam.*, **15** (½): 143-156.

KNAPP, R. (1971): Einführung in die Pflanzensoziologie. Stuttgart.

KOEPPEN, W. (1931): Grundribsh der Klimakunde, Berlin-Leipzig.

KOEPCKE, H. W. (1961): Synökologische Studien an der Westseite der peruanischen Anden. *Bonner Geogr. Abh.*, **29:** 1-320, Bonn.

KUBIENA, W. L. (1967): Die mikromorphometrische Bodenanalyse. Stuttgart.

— (1970): Micromorphological features of Soil Geography. New Brunswick, New Jersey.

LANGNER, S. (1973): Zur Biologie des Hochlandkolibris *Oreotrochilus estella* in den Anden Boliviens. *Bonner Zool. Beitr.*, **24** (½): 24-47.

LARCHER, W. A. CERNUSCA & L. SCHMIDT (1973): Stoffproduktion und Energiebilanz in Zwergstrauchbeständen auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. In: ELLEN BERG, H. (Hrsg.): Ökosystemforschung S. 175-194, Berlin-Heidelberg-New York.

LARCHER, W. (1975): Pflanzenökologische Beobachtungen in der Paramostufe der venezolanischen Anden. Anz. Math. Naturw. Klasse Österr. Akad. Wiss., **11:** 194-213.

LIETH, H. (1962): Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. Stuttgart.

LLOYD, P. S. (1968): The ecological significance of fire in limestone grassland communities of the Derbyshire dales. *J. Ecol.*, **56:** 811-826, Oxford-Edinburgh.

— (1972): Effects of Fire on a Derbyshire Grassland Community. *Ecology*, **53** (5): 915-920, Durham, N.C.

LÖTSCHERT, W. (1969): Pflansen an Grenzstandorten. Stuttgart.

MANI, M. S. (1962): Introduction to High Altitude Entomology. London.

— (1968): Ecology and Biogeography of High Altitude Insects. The Hague.

MANN, G. (1968): Die Ökosysteme Südamerikas. In: Biogeography and Ecology in South America. Bd. I: 171-229, The Hague.

— (1966): Bases ecológicas de la explotación agropecuaria en la América Latina. OEA. *Monografía* No. 2. Santiago de Chile.

MIRANDA, R. (1960): Posible significación del porcentaje de géneros bicontinentales en América Tropical. *Anal. Inst. Biol. México,* **30:** 117-150, México.

MÜHLENBERG, M. (1976): Freilandökologie. Heidelberg.

MUÑOZ, R. G. (1965): Suelos de Colombia y su relación con la séptima aproximación. *Inst. Geogr. A. Codazzi, Dep. Agrol.,* **1** (3), Bogotá.

MURPHY, P. W. (1953): The biology of forest soils with special reference to the Mesofauna or Meiofauna. *J. Soil. Sci.,* **4** (2): 155-193.

NYE, P. H. (1955): Some soil-forming processes in the humid tropics IV: The action of the soil fauna. *J. Soil. Sci.,* **6** (1): 73-82.

OLIVARES, A. (1969): Aves de Cundinamarca. Bogotá.

OPPENHEIM, V. (1942): Pleistocene glaciations in Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fís. y Nat.,* **6** (2): 212-223, Bogotá.

ORTOLANI, M. (1965): Osservazioni sul clima delle Ande Centrali. *Riv. Geogr. Ital.,* **72:** 217-235.

PANNIER, F. (1952-a): El climatogramma: Un aspecto nuevo para el conocimiento del clima y de la distribución de la vegetación en Venezuela. In: F. GESSNER & V. VARESCHI: Ergebnisse der deutschen limnologischen Venezuela-Expedition Bd., **1:** 57-66, Berlin.

— (1952-b): Observaciones sobre la distribución de Pteridofitas venezolanas con relación a la altura sobre el nivel del mar. *Acta Científ. Venezol.,* **3.**

— (1969): Untersuchungen zur Keimung und Kultur von Espeletia, eines endemischen Megaphyten der alpinen Zone (Páramos) der venezolanish-kolombianischen Anden. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.,* **82** (0): 559-571, Stuttgart.

PROBST, W. (1974): Beobachtungen zum Standortklimain verschiedenen Vegetationszonen der Elbursgebirges (Nordiran). *Bot. Jb. Syst.,* **94** (1): 65-95, Stuttgart.

RAYNER, M. C. (1923): Mycorrhiza in the Ericaceae. Trans. British Mycol. Soc., **8:** 61-66.

REHM, S. (1973): Landwirtschaftliche Produktivität in regenreichen Tropenländern. *Umschau Wiss. Techn.,* **73** (2): 44-48, Frankfurt/M.

RICHTER, L. (1941-1943): Contribución al conocimiento de los Membracidae de Colombia. I. *Caldasia,* **2:** 67-74/1941-a; II. *Caldasia,* **3:** 41-48/1941-b; III. *Caldasia,* **5:** 41-49/1942, Bogotá.

RINGUELET, R. A. (1974): Los hirudineos terrestres del género Blanchardiella WEBER del páramo nor-andino de Colombia. *Physis. Secc. B Aguas. Cont. Org.,* **33** (86): 63-69.

ROBINS, R. J., Director de la "Oxford Expedition to the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. S. A." (July-September 1973), London.

ROWELL, C. H. FRASER & C. S. CARBONELL (1977): *Baeacris talamancensis* gen. and sp. nov. (Acrididae, Melanoplinae), a neotropical grasshoper; its implications for the origin of the Dichroplini and the Costa Rica Paramo. *Acrida,* **6:** 55-74.

SALT, G. (1954): A contribution to the Ecology of Upper Kilimanjaro. *J. Ecol.*, **42**: 375-423, Cambridge.

SCHAUFELBERGER, P.: Un sistema para la clasificación de los suelos de Colombia. *Bol. Inf. Centro Nac. Invest. Café,* **6** (63): 1-83, Chinchiná, Colombia.

SCHNETTER, R. (1971): Untersuchungen zum Wärme-und Wasserhaushalt ausgewählter Pflanzenarten des Trockengebietes von Santa Marta (Kolombien). *Beitr. Biol. Pfl.,* **47**: 155-213, Berlin.

SCHNETTER, M. L. & H. CARDOZO G. (1976): Estudios ecológicos en el Páramo de Cruz Verde. Colombia, IV. La actividad biológica del suelo en diferentes asociaciones vegetales. *Caldasia,* **11** (54): 85-91, Bogotá.

SCHMITHÜSEN, J. (1968): Allgemeine Vegetationsgeographie. In: Lehrbuch der allgemeinen Geographie. Bd. **4, 3.** Aufl., Berlin.

SCHRÖDER, R. (1952): Die Verteilung der mittleren Lufttemperatur in Kolombien. *Studien Vegetat. u. Landschftskde d. Tropen,* **3**: 120-122, Bonn.

SCHWEIGER, H. (1969): Gebirgssysteme als Zentren der Artbildung. *Dtsche Entomol. Z.,* **16** (1-3): 159-174.

SCHWERDTFEGER, F. (1975): Ökologie der Tiere. Bd. III: Synökologie. Hamburg und Berlin.

SHREVE, F. (1924): Soil Temperature as influenced by altitude and slope exposure. *Ecology,* **5**: 128-136, Gurham, N. C.

SMITH, A. C. & M. F. KOCH (1935): The genus Espeletia: A study in Phylogenetic Taxonomy. *Brittonia,* **1**: 479-530.

SMITH, A. P. (1972): Notes on wind-related growth patterns of paramo plants in Venezuela. *Biotropica,* **4** (1): 10-16, Washington.

Soil Survey Staff (1966): Soil classification a comprehensive system. 7th. approximation. Soil Conserv. Serv. U.S. Dep. Agric.

SOUTHWOOD, T. R. E. (1968): Ecological Methods. London.

STONE, B. (1963): Archipelagic Refuge. Endemic floras abound in Hawaiian chain. *Nat. Hist.:* 33-39, New York.

STRENZKE, K. (1952): Untersuchungen über die Tiergemeinschaften des Bodens: Die Oribatiden und ihre Synusien in den Boden Norddeutschlands. *Zoologica,* **37** (104): 1-161.

STURM, H. (1959): Die Nahrung der Proturen. Naturwissensch, **46** (2): 90-91, Göttingen.

SWAN, L. W. (1952): Some environmental conditions influencing life at high altitude. *Ecology,* **33** (1): 109-111, Durham, N. C.

— (1963): Ecology of the heights. *Nat. Hist.:* 23-29, New York.

SWEENEY, J. R. (1956): Responses of vegetation to fire. Univ. of California. *Publ. Bot.,* **28**: 143-250.

THORNTHWAITE, C. W. (1948): An approach toward a rational classification of climate. *Geogr. Rev.,* **38**: 55-94.

TISCHLER, W. (1957): Ökologie der Landtiere. In: Handbuch der Biologie Bd., **3**: 49-114, Konstanz.

TROLL, C. (1932): Die Landschaftsgürtel der tropischen Anden. Werh. u. Wiss. Abh. 24. *Dtsch. Geogr. tag Danzig,* **1931**: 264-270, Breslau.

— (1941): Studien zur vergleichenden Geographie der Hochgebirge der Erde. Ber. 23. Hauptv. Ges. Fr. u. Förd. Univ. Bonn: 49-96, Bonn.

— (1943): Die Stellung der Indianer-Hochkulturen im Landschaftsaufbau der tropischen Anden. *Z. Ges. f. Erdk.,* **1943**: 93-128, Berlin.

— (1952): Die Lokalwinde der Tropengebirge und ihr Einfluss auf Niederschlag und Vegetation. *Bonner Geogr. Abh.,* **9**: 124-182, Bonn.

— (1955): Über das Wesen der Hochgebirgsnatur. *Jb. Dtsch. Alpenv.,* **80**: 142-157.

— (1956-a): Das Wasser als pflanzengeographischer Faktor. In: W. RUHLAND (Hrsg.): Handbuch der Pflanzenphysiologie Bd., **3**: 750-786, Berlin-Gottingen-Heidelberg.

— (1956-b): Der Klim-und Vegetationsaufbau der Erde im Lichte neuerer Forschungen. *Jb. Akad. Wiss. u. Lit. Mainz,* **1956**: 216-229.

— (1960): Die Physiognomik der Gewächse ais Ausdruck der ökologischen Lebensbedingungen. *Dtsch. Goegr. tag Berlin,* **1959**: 97-122, Wiesbaden.

— (1966): Ökologische Landschaftsforschung und vergleichende Hochgebirgsforschung (Sammelband mit 13 Arbeiten). Wiesbaden.

TURNER, H. (1958): Maximaltemperaturen oberflächennaher Bodenschichten an der alpinen Waldgrenze. *Watter u. Leben,* **10**: 1-12, Wien.

UHLIG, H. (1966): Die Sierra Nevada de Santa Marta (Kolombien). *Natur u. Mus.,* **96** (2): 50-59, Frankfurt/M.

VAN DER HAMMEN, T. (1965): A Late-Glacial and Holocene Pollen-diagram from Ciénaga de Visitador (Dept. Boyacá, Colombia). *Leidse Geol. Meded.,* **32**: 193-201.

— (1968): Climatic and vegetational succession in the Equatorial of Colombia. *Coll. Geogr.,* **9**: 187-194, Bonn.

— (1974): The pleistocene changes of vegetation and climate intropical South America. *J. Biogeogr.,* **1**: 3-26.

— & E. GONZÁLEZ (1963): Historia de clima y vegetación del Pleistoceno superior y del Holoceno de la Sabana de Bogotá. *Bol. Geol.,* **11** (1-3): 189-266, Bogotá.

VAN EMDEN, H. F. (Hrsg.) (1973): Insect-Plant Relationships. Oxford-London-Edinburgh.

VAN STEENIS, C. G. J. (1935): The Origin of the Malaysian Mountain Flora 2. Altitudinal Zones, General Considerations and Renewed Statement of the Problem. *Bull. Jard. Bot. Buitenzorg Ser.,* **3, 13** (3): 289-417.

— (1962): Die Gebirgsflora der malesischen Tropen. *Endeavour,* **21** (83/84): 183-194, London.

VARESCHI, V. (1954/55): Monografías geobotánicas de Venezuela. I. Rasgos geobotánicos sobre el Pico de Naiguatá. *Acta Cient. Venez.,* **5/6**: 180-201.

WALTER, H. (1955): Klimagramme als Mittel zur Beurteilung der Klimaverhältnisse für ökologische vegetationskundliche und landwirtschaftliche Zwecke. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, **68:** 331-344, Stuttgart.

— (1960): Einführung in die Phytologie Bd., **3/1:** Standortslehre 2. Aufl. Stuttgart.

— (1968): Die Vegetation der Erde in ökophysiologischer Betrachtung Stuttgart. Bd. 1: Die tropischen und subtropischen Zonen. 3. Aufl. 1973. Bd. 2: Die gemäshigten und arktischen Zonen.

WATERHOUSE, F. L. (1950): Humidity and temperature in grass microclimates with reference to insolation. *Nature*, **166:** 232-233, London.

WEAVER, J. E., CLEMENTS, F. E. (2ª ed. 1938), 1929: Plant Ecology. New York.

WINOGRADSKY, S. (1949): Microbiologie du Sol. Masson and Cie. Paris.

WEBER, H. (1956): Histogenetische Untersuchungen am Sproshscheitel von Espeletia mit einem Überblick über das Scheitelwachstum überhaupt. *Abh. Akad. Wiss. u. Lit. Mainz Math. Naturw. Kl.*, **1956:** 566-618, Wiesbaden.

WEBERBAUER, A. (1911): Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden. Leipzig.

— (1930): Untersuchungen über die Temperaturverhältnisse des Boden im hochandinen Gebiet Perus und ihre Bedeutung für das Pflanzenleben. *Englers Bot. Jb.*, **63** (4): 330-349, Leipzig.

— (1945): El mundo vegetal de los Andes peruanos. Lima.

WILHELMY, H. (1957): Eiszeit und Eiszeitklima in den feuchttropischen Anden. *Peterm. Geogr. Mitt. Erg. H.*, **262:** 281-310, Gotha.

WINTER, CH. (1963): Zur Ökologie und Taxionomie der neotropischen Bodentiere. II. Zur Collembolen-Fauna Perus. *Zool. Jb. Syst.*, **90:** 393-520.

WRIGHT, A. C. S. (1964): The "Andolols" or "Humic Allophane" Soils of South America. *World Soil, Res. Rep. S.*, 9-22. Rom, FAO.

ZACHARIAE, G. (1965): Spuren tierischer Tätigkeit im Boden des Buchenwaldes: Forstw. Forsch. (Beih. Forstw. Centralbl.), **20:** 1-68, Hamburg-Berlin.